

فسيولوجيا النبات

تأليف

فرانسيس هـ. ويدام

روبرت م. ديفلين



ترجمة

د/ محمد محمود شراقي

د/ عبد الهادي خضر

سعد الدين سلامة

إدوية كامل

مراجعة

أد

محمد فوزي عبد الحميد

ARAB PUBLISHING GROUP



مجموعة العربية للنشر



إهداء

ل ذكرى المرحومين والدي ووالدتي ، في ذكرى
أستاذي المرحوم الدكتور بكر أحمد ، إلى أساتذتي
وزملائي وأبنائي في الجامعات المصرية والعربية ،
إلى إنعام وإلهام وأمين وحمدي أهدي ترجمة هذا
الكتاب .

محمد فوزي عبد الحميد

فسيولوجيا النبات

فسيولوجيا النبات

Plant Physiology

Fourth Edition

تأليف

روبرت إم. ديفلين
فرانسيس هـ. ويدام

ترجمة

الأستاذ الدكتور/محمد محمود شراق الأستاذ الدكتور/عبد الهادي خضر

أستاذ فسيولوجيا النبات

أستاذ فسيولوجيا النبات

كلية الزراعة - جامعة بنها

كلية الزراعة - جامعة الزقازيق

الدكتورة/نادية كامل

الدكتور/ علي سعد الدين سلامة

أستاذ فسيولوجيا النبات المساعد

أستاذ فسيولوجيا النبات المساعد

كلية الزراعة - جامعة الزقازيق

كلية الزراعة - جامعة الزقازيق

مراجعة

الأستاذ الدكتور/ محمد فوزي عبد الحميد

أستاذ ورئيس قسم النبات الزراعي

كلية الزراعة بمشتهر - جامعة بنها

ARAB PUBLISHING GROUP



جموعة العربية للنشر

حقوق النشر :

الطبعة العربية :

الطبعة العربية ١٩٨٥ جميع حقوق الطبع والنشر © محفوظة للمجموعة
العربية للنشر Arab Publishing Group

لا يجوز نشر أى جزء من هذا الكتاب أو اختزان مادته بطريقة الاسترجاع أو
نقله على أى وجه أو بأى طريقة سواء كانت الكترونية أو ميكانيكية أو بالتصوير
أو بالتسجيل أو خلاف ذلك إلا بموافقة الناشر على هذا كتابة ومقدماتاً .

المحتويات

١٣	مقدمة الطبعة العربية
١٥	مقدمة الطبعة الأجنبية
١٧	الفصل الأول : الخلايا النباتية : التركيب والوظيفة
١٩	الخلية النباتية الصميمة « النخلة »
٢٠	جدار الخلية
٣٠	الأغشية
٣٣	الغشاء البلازمي « البلازما »
٣٤	الشبكة الإندوبلازمية
٣٦	أجهزة جولجي
٣٧	الميتوكوندريا
٣٩	البلاستيدات
٤٢	الريبوزومات
٤٣	الفجوات
٤٥	الأنبيبات الدقيقة
	الأجسام الدقيقة ، الجليكوكسيمات ، والبيروكسيمات ،
٤٥	والأشفيروزومات
٤٧	النواة
٥٠	أسئلة
٥٣	قراءات مقترحة
٥٥	الفصل الثاني : الانتشار والأزموزية والتشرب
٥٦	القوانين الثلاثة للديناميكية الحرارية
٥٩	أنواع الطاقة
٦٠	الطاقة الانتقالية الكينيتيكية (الوضعية)
٦٠	الانتشار
٦٨	الماء : التركيب والخواص والتفاعلات
٧١	انتشار الماء : الأزموزية والتشرب
٧٦	العلاقة بين الكميات الأزموزية

٨٠	البلزمة
٨٢	الأزموزية بين الخلايا
٨٢	قياسات الجهد الأزموزي
٨٥	قياسات الجهد المائي
٩١	التشرب
٩٦	أسئلة
٩٨	قراءات مقترحة
٩٩	الفصل الثالث : امتصاص وانتقال الماء
١٠٠	عوامل التربة المؤثرة في امتصاص الماء
١٠٥	امتصاص الماء
١١٨	انتقال الماء
١٢٧	أسئلة
١٢٨	قراءات مقترحة
١٢٩	الفصل الرابع : فقد الماء : النتح
١٣٠	الإدماع
١٣٣	النتح
١٣٩	الميكانيكيات الثغرية في الفتح والقفل
١٤٨	العوامل المؤثرة على معدل النتح
١٥٧	مدلولية أهمية النتح
١٦١	أسئلة
١٦٢	قراءات مقترحة
١٦٣	الفصل الخامس : اكتشاف ووجود وميسورية العناصر الأساسية
١٦٤	العناصر الموجودة في النباتات
١٦٦	طرق الكشف والتأثيرات الفسيولوجية
١٧٣	تواجد العناصر
١٩٠	أسئلة
١٩١	قراءات مقترحة
١٩٣	الفصل السادس : امتصاص وانتقال الأملاح المعدنية
١٩٥	الامتصاص السليبي
٢٠٠	النقل النشط
٢١٨	العوامل المؤثرة على امتصاص الملح
٢٣١	الامتصاص والانتقال
٢٣٢	أسئلة
٢٣٢	قراءات مقترحة

٢٣٣	الفصل السابع : وظائف العناصر المعدنية الأساسية وأعراض نقصها
٢٣٤	النتروجين
٢٣٥	الفسفور
٢٣٦	الكالسيوم
٢٣٨	المغنسيوم
٢٤٠	البوتاسيوم
٢٤١	الكبريت
٢٤٤	الحديد
٢٤٧	المنجنيز
٢٤٨	النحاس
٢٤٩	الزنك
٢٥٠	البورون
٢٥٢	المولبدنيوم
٢٥٣	أسئلة
٢٥٤	قراءات مقترحة
٢٥٥	الفصل الثامن : أيض النتروجين
٢٥٦	التغذية النتروجينية
٢٥٧	النتروجين التراتي والأمونيومي
٢٦٤	النتروجين العضوي
٢٦٥	النتروجين الجزيئي
٢٧٤	التحولات النتروجينية في التربة
٢٧٨	أسئلة
٢٧٩	قراءات مقترحة
٢٨١	الفصل التاسع : البروتينات والأحماض النووية
٢٨٢	الأحماض الأمينية والأميرات
٢٨٦	تمثيل الأحماض الأمينية
٢٨٩	البروتينات
٢٩٦	الأحماض النووية
٣٠٦	أسئلة
٣٠٨	قراءات مقترحة
٣٠٩	الفصل العاشر : الإنزيمات
٣١٠	طبيعة الإنزيمات
٣١٦	تسمية وتقسيم الإنزيمات
٣٢٠	توزيع الإنزيمات في خلايا النبات
٣٢٢	العوامل المؤثرة على النشاط الإنزيمي

٣٣١	أسئلة
٣٣٢	قراءات مقترحة
٣٣٣	الفصل الحادى عشر : الكربوهيدرات
٣٣٤	تقسيمها
٣٥٠	تمثيل وتحلل السكروز
٣٥١	تمثيل وتحلل النشا
٣٦٠	بناء وتحلل السيلولوز
٣٦٣	بناء وتحلل المواد البكتينية
٣٦٤	انولين
٣٦٦	أسئلة
٣٦٧	قراءات مقترحة
٣٦٩	الفصل الثانى عشر : صبغات وتركيب جهاز التمثيل الضوئى
٣٧٠	الصبغات المشتركة فى عملية التمثيل الضوئى
٣٧١	صبغات الكلوروفيل (اليخضور)
٣٧٤	تمثيل الكلوروفيل
٣٨١	صبغات الكاروتينويدات
٣٨٣	الدور المحتمل للكاروتينويدات فى النباتات
٣٨٧	صبغات الفيكوبليينات
٣٩١	الكلوروبلاستيدات (البلاستيدات الخضراء)
٤٠٢	أسئلة
٤٠٣	قراءات مقترحة
٤٠٥	الفصل الثالث عشر : انتقال الإلكترون وتفاعلات الفسفرة فى التمثيل الضوئى
٤٠٧	تاريخ عملية التمثيل الضوئى
٤١٠	أصل (منشأ) الأوكسيجين فى التمثيل الضوئى
٤١٢	طبيعة الضوء
٤١٥	الشقوق الحرة
٤١٨	امتصاص الكلوروفيل للضوء وانتقال الطاقة
٤٢١	تأثير إمرسون
٤٢٣	نظامان للصبغة
٤٢٤	الوحدة التمثيلية الضوئية (الوحدة الضوء تمثيلية)
٤٢٦	إنتاج جزيئات NADPH, ATP
٤٢٧	الفسفرة التمثيل ضوئية (الفسفرة الضوء تمثيلية)
٤٢٨	مخطط Z لانتقال الإلكترون والفسفرة الضوئية
٤٣٤	المستقبلات والموانع الأساسية (الابتدائية) للإلكترون

٤٣٦	الآليات (الميكانيزمات) المقترحة لتكوين الأدينوسين ثلاثي الفوسفات
٤٤٠	أسئلة
٤٤٢	قراءات مقترحة
٤٤٣	الفصل الرابع عشر : تثبيت واختزال ثاني أكسيد الكربون
٤٤٤	المقتنيات المشعة
٤٥٠	طريق أو مسلك كالفن وبنسون
٤٥٣	نباتات كء و تثبيت ثاني أكسيد الكربون (طريق ومسلك هانتش سلاك)
٤٥٩	الأبيض الحمضى للنباتات العصارية المتشعبة (الأبيض الحمضى التشحمى)
٤٦١	العوامل المؤثرة على عملية التمثيل الضوئى
٤٨٢	أسئلة
٤٨٣	قراءات مقترحة
٤٨٥	الفصل الخامس عشر : إنتقال السكريات
٤٨٧	تشرح نسيج اللحاء
٤٩١	المواد التى تنتقل داخل اللحاء
٤٩٤	المظاهر العامة (الخصائص العامة) للنقل اللحاءى
٥١٤	آليات (ميكانيكيات) النقل اللحاءى
٥٢٠	أسئلة
٥٢١	قراءات مقترحة
٥٢٣	الفصل السادس عشر : التنفس والتحويلات الداخلية الكيميائية
٥٢٥	علاقة أيض المواد الكربوهيدراتية بالنسبة للمركبات الأخرى
٥٢٥	تحرر واستغلال (استخدام) الطاقة
٥٥٦	قياس التنفس - معامل التنفس
٥٥٨	العوامل المؤثرة على معدل التنفس
٥٦٣	أسئلة
٥٦٥	قراءات مقترحة
٥٦٧	الفصل السابع عشر : الهرمونات النباتية : (الأوكسينات)
٥٦٨	نبذة تاريخية
٥٧٣	الاختبارات الحيوية
٥٨٤	تعريفات
٥٨٥	الأوكسينات الصناعية
٥٨٩	توزيع الأوكسين فى النبات
٥٩٣	التمثيل الحيوى لأندول - ٣ - حمض الخليك

٥٩٥	انتقال الأوكسين
٦٠١	هدم وإتلاف الأوكسين
٦٠٥	أسئلة
٦٠٦	قراءات مقترحة
٦٠٧	الفصل الثامن عشر : التأثيرات الفسيولوجية وآليات (ميكانيكيات) عمل الأوكسين
٦١٠	الاستطالة الخلوية
٦١٢	« النمو الحامضي » وفعل الأوكسين
٦١٣	فعل الأوكسين ونوعية الـ RNA وبناء البروتين
٦١٧	حركات نمو النبات (اصطلاحات)
٦١٩	الانتحاء الضوئي
٦٢٠	الانتحاء الأرضي
٦٢٤	السيادة القمية
٦٢٧	إنشائية الجذر
٦٢٩	الثمار اللايزرية
٦٣٠	التساقط
٦٣٦	التنفس
٦٣٧	تكوين الكالوس
٦٣٩	أسئلة
٦٤٠	قراءات مقترحة
٦٤١	الفصل التاسع عشر : الجبريلينات
٦٤٣	كيمياء الجبريلينات
٦٤٥	التمثيل (البناء) الحيوي للجبريلين
٦٤٨	الجبريلينات المرتبطة
٦٥٠	انتقال الجبريلين
٦٥٠	الاختبارات الحيوية
٦٥٢	التأثيرات الفسيولوجية
٦٥٩	تحرك المركبات المخزنة أثناء الإنبات
٦٦٥	آلية (ميكانيكية) عمل الجبريلينات
٦٦٦	تفاعل الجبريلين مع DNA
٦٦٧	تفاعلات الجبريلين والأوكسين
٦٧١	الاستعمالات التجارية للجبريلينات
٦٧٤	أسئلة
٦٧٥	قراءات مقترحة

٦٧٧	الفصل العشرون : السيتوكينينات والإيثيلين وحمض الأبسيسيك
٦٧٨	نبذة تاريخية
٦٨٣	اكتشاف وعزل الزيتين ومشتقاته
٦٨٦	وجود السيتوكينينات الطبيعية الأخرى وتوزيعها
٦٨٩	السيتوكينينات المرتبطة
٦٩٠	توزيع السيتوكينينات في النبات
٦٩٠	التمثيل الحيوى
٦٩١	الاختبارات الحيوية للسيتوكينينات
٦٩٤	التأثيرات الفسيولوجية
٧٠٦	السيتوكينينات والعدوى الفيروسية
٧٠٧	انتقال المغذيات والمواد العضوية
٧٠٩	عمل السيتوكينينات
٧١٤	التأثيرات الفسيولوجية للإيثيلين
٧٢٤	التمثيل الحيوى للإيثيلين
٧٢٧	حمض الأبسيسيك
٧٢٩	كيمياء حمض الأبسيسيك
٧٢٩	طرق الكشف
٧٣١	التمثيل الحيوى لحمض الأبسيسيك
٧٣٢	انتقال حمض الأبسيسيك
٧٣٦	الإجهاد المائى وحمض الأبسيسيك
٧٣٨	أسئلة
٧٤٠	قراءات مقترحة
٧٤١	الفصل الحادى والعشرون : التأقت الضوئى والفيتوكروم
٧٤٣	التزهير
٧٥٣	الإدراك الحسى للفترة الضوئية المحفزة
٧٥٨	الفيتوكروم « الصبغ النباتى »
٧٦٤	هرمونات التزهير والجيرييلينات
٧٦٨	أسئلة
٧٦٩	قراءات مقترحة
٧٧١	الفصل الثانى والعشرون : الارتباع وتحمل البرودة
٧٧٣	الارتباع والتزهير
٧٨٥	إنعكاس الارتباع (أى إبطال الارتباع)
٧٨٧	إحلال الجيرييلين محل المعاملة بالبرودة

٧٨٨	العوامل الأخرى المعدلة لعملية الارتباج
٧٨٩	تحمل النباتات للبرودة
٧٩٠	تحمل البرودة والفور والمكونات الأيضية
٧٩٢	تحمل البرودة والنشاط الإنزيمي
٧٩٦	أسئلة
٧٩٧	قراءات مقترحة
٧٩٩	الفصل الثالث والعشرون : السكون
٨٠٣	سكون البذرة والإنبات
٨١٥	الكيمواويات والإنبات
٨١٧	سكون البراعم
٨٢٨	أسئلة
٨٢٩	قراءات مقترحة
٨٣١	ملحق أ : الغرويات
٨٣٩	ملحق ب : استعراض للجهد الهيدروجيني (pH) والمنظمات
٨٤٧	المراجع
٨٩٧	قائمة بأهم المصطلحات العلمية

مقدمة الطبعة العربية

قامت النهضة الغربية الحديثة على الكنوز العلمية للرواد العرب الأوائل من العلماء والمفكرين ، بما ترجموه وأخلوه عنهم ، لذلك فإن النهضة الحديثة الغربية لم تبدأ من فراغ . واليوم أن الأوان لنا أن نأخذ عنهم سبل التقدم العلمي فقط ونترك لهم من عاداتهم وتقاليدهم ما لا يروق لنا ولا يتناسب مع تقاليدنا وحضارتنا العربية . لذلك فإننا اليوم في حاجة ماسة ان تصمم المكتبة العربية وان تزخر بالعلوم الحديثة من اجل مستقبل مشرق لشعوبنا ونحن نملك مقومات حضارية أعرق . وفي سبيل ذلك فإننا نسهم اليوم في ترجمة أحدث وأرفع كتاب صدر في الغرب في علم فسيولوجيا النبات لمؤلفيه روبرت م. ديفلين وفرانسيس ه. ويليام وينشره يكون أول كتاب مترجم تضمه المكتبة العربية في علم فسيولوجيا النبات الحديث . حيث إنه يزخر بالمعلومات الحديثة والرائدة على حد سواء وهو يغطي أكبر مساحة في هذا العلم بطريقة موجزة تخدم الطلاب الناطقين بالضاد المتحدثين في دراسة العلوم البيولوجية بالمرحلة الجامعية الأولى في كليات العلوم والزراعة والتربية وقد يمتد أيضاً ليخدم طلاب الكليات العملية الأخرى مثل الطب والصيدلة وطب الأسنان والطب البيطرى الدارسين لبعض أبواب علم النبات العام - كما أنه مقدمة بسيطة للطلاب الدارسين لعلم الكيمياء الحيوية أيضاً خاصة الكيمياء الحيوية النباتية بما يضم بين طياته من معلومات حديثة متطورة للغاية في هذا المجال .

امتداداً لما ذكره المؤلفان في تقديم طبعتهما الانجليزية فإن هذا الكتاب قد رتبت أبوابه بطريقة منطقية من ناحية التسلسل العلمى المطلوب في دراسة مثل هذه العلوم واشتمل على مجموعة من الأسئلة في نهاية كل فصل كما ذيل كل فصل أيضاً بمجموعة من المراجع المقترح قراءتها للاستفادة بالمعلومات في حالة رغبة الطلاب إلى المزيد من الإطلاع في نقطة معينة في هذا الخضم الهائل من المعلومات التي اتيحت في العشرين سنة الماضية في هذا العلم ذو الأهمية الكبرى لحياة الإنسان ورفاهيته ولإرتباطه الوثيق بالعلوم الأخرى ذات الأهمية الاقتصادية ألا وهى علوم الإنتاج النباتى . كما زود الكتاب في نهايته بالعديد من المراجع التي بوبت حسب فصول الكتاب بطريقة يسهل على الطالب الرجوع إليها وهذا الكم الهائل من المراجع يبين المدى الواسع والعظيم من المعلومات التي يضمها هذا الكتاب الحديث ومدى الفائدة التي تعود إلى المكتبة العربية بترجمته من ناحية ووضع

طلاب العربية على أبواب العلم الحديث من ناحية أخرى .

اجتهدنا في أن تكون ترجمتنا لهذا الكتاب المتطور في متناول طلابنا وذلك بالبساطة في التعبير ، وقد حاولنا أيضاً الاجتهاد في ترجمة العديد من الاصطلاحات الفنية الجديدة التي يزخر بها هذا الكتاب والتي ضمتها النسخة الانجليزية . أما فيما يختص بأسماء العديد من النباتات التي ذكرها المؤلفان فقد كتبها إما باللغة الانجليزية الدارجة في الولايات المتحدة أو بذكر الاسم العلمي للجنس فقط دون ذكر النوع أو بذكر الاسم العلمي للجنس والنوع معاً ، ولما كان العديد من بين تلك النباتات غير مألوف في الوطن العربي بصفة خاصة ، إلا أننا قد اجتهدنا في التعريف بهذه النباتات وذكر أسمائها العربية . ذكر المؤلفان أيضاً في أماكن متفرقة في بعض الأحيان ظروف الولايات المتحدة الأمريكية وقد حاولنا أن نقارن بينها وبين الظروف العربية بصفة عامة بما تم دراسته أو لم يتم بعد .

نحن سعداء الحظ بمزاملة الأستاذ الدكتور عبد الهادي خضر بترجمته لبابى التغذية المعدنية والدكتور على سعد الدين سلامة بترجمته لبابى الأوكسينات والدكتورة نادية كامل بترجمتها لبابى الخلية والانتشار والدكتور عباس صقر بما قام به من المساهمة في ترجمة باب الارتباع . ونحن أيضاً سعداء الحظ بمزاملة الأستاذ محمد درباله مدير عام الدار العربية للنشر والتوزيع بما منحنا إياه من فرصة في ترجمة هذا الكتاب من خلال برنامج الفذ وبما يضيفه كناشر متميز للمكتبة العربية من كتب ومراجع علمية لخدمة العلم .

وإننا أيضاً لا ننسى الجهود المضنية والصبر الرائع والعمل الدائب للشباب المهندس حمدى قنديل والدكتور عبد الباقي حشاد اللذان أسهما بعملهما الرائع في إخراج هذه النسخة العربية بصورة مشرفة وإلى جميع المراجعين اللغويين والعاملين في الدار العربية للنشر والتوزيع ومطابع المكتب المصرى الحديث بموفور الشكر والثناء على ما قاموا به وبذلوه من جهد في خدمة العلم والمكتبة العربية وطلاب وطننا العزيز .

محمد فوزى عبد الحميد

محمد محمود شراقي

مقدمة الطبعة الأجنبية

تقدم الطبعة الرابعة من كتاب فسيولوجيا النبات - مقدمة في مجال هذا العلم الحديث اليوم . وهى تحتوى على بعض من البحوث مع لمحات تاريخية فى صورة كتاب ذو حجم متوسط والذي قد صمم طبقاً للإحتياجات الفكرية للدارسين المبتدئين .

وكما هو الحال فى حقل العلوم فإن البحوث فى علم فسيولوجيا النبات تتزايد بسرعات عالية ، ولتقديم قواعد أسس فسيولوجيا النبات فقد ذكرنا أحدث البحوث التى أجريت بالإضافة إلى تقديم وتزويد الطلاب بالأبحاث الكلاسيكية الرائدة فى مساحة هى فى العادة تعطى فى جرعة قصيرة وموجزة فى الكتب الدراسية .

ولكى نحافظ على هذا الكتاب فى المجال العملى ، فقد سعينا إلى إتاحة وتقديم تفاصيل كافية لإستحثاث شغف الطلاب وفى نفس الوقت نضعهم على أبواب إدراك الاتجاهات البحثية .

وقد شجعنا الطلاب الذين لهم ميول واهتمامات خاصة بناحية معينة وخاصة فى فسيولوجيا النبات بتزويد وتزليل نهايات كل فصل بقراءات مقترحة ، والتى تقدم مصادر للمزيد من الدراسة وأيضاً كمرشد إلى المساحات التى تحتاج إلى المزيد من البحث .

ونزولاً على رغبة واستجابة لمستخدمى الطبعة السابقة ، فقد أعدنا ترتيب الفصول لكى تقدم اقتراباً أكثر منطقياً إلى دراسة فسيولوجيا النبات . فقد بدأ الكتاب بشرح الخلية وخلفيات المعلومات الأساسية ، وتغطى الفصول الست التالية العمليات الفيزيائية التى تعمل داخل النبات ، أما التسع فصول التالية فقد بنيت على أساس معالجة الكيمياء الحيوية النباتية والأبيض أى التحولات الغذائية . أما الفصول السبع الأخيرة فهى تغطى منطقياً نمو النبات وإثماؤه . كما شملت الطبعة الرابعة تغيرات أخرى ألا وهى تحريك شرح الغرويات ورقم الأس الأيدروجينى والمنظمات الكيميائية إلى ملحقين فى نهاية الكتاب . وذلك لتحسين تتبع تدفق المادة العلمية - ولتقديم مرونة أكثر فى تغطية هذه المواضيع . كما تضمن أيضاً فى نهايات كل فصل أسئلة لتساعد الدارسين فى مراجعة مادة الفصل ولترتيب استيعابهم وفهم وإدراك ما يغطيه الفصل من معلومات .

قد حاولنا أيضاً أن نوضح أن فسيولوجيا النبات ليس فقط هذا العلم القصصى الأكاديمى ولكنه أيضاً علم له تطبيقاته الهامة لحياتنا اليومية ، فقد وضعنا الدارسين على أبواب هذا الحقل لتريهم ونوضح لهم كيف أن هذا العلم مثير وحيوى .

قد حفظنا أسلوب كتابتنا بقدر الإمكان واضحا ومستقيما بحيث إن قراءنا سوف يشعرون بالاستمتاع معنا فى هذا الحقل . ونحن أسعد حظاً فى معاونة ومزاولة وإشتراك المصورة العلمية الموهوبة كريس مارى فان ديك التى منحت رسوماتها الحياة لكلماتنا والجمال لفسيولوجيا النبات .

وكنا سعداء الحظ أيضاً فى الحصول على مساعدات المراجعين الآتية أسماؤهم : جون باربر - جامعة ثيولان ؛ نورمان ميتشل - جامعة لومالندا - لاسيرا كامبوز ؛ روبرت نيل - جامعة تكساس فى أرلينجتون ؛ جيرى مك كلور - جامعة ميامى فى أكسفورد ؛ ميشيل ستروس - جامعة نورث إيسترن ؛ دون ميلس - جامعة ميسورى فى كولومبيا ؛ موراي ي. دويزن - جامعة نورث داكوتا الحكومية . فى حقل متسع مثل حقلنا هذا ولصقل الأبحاث اليومية ، لا يستطيع إنسان أن يكون خبيراً بكل المساحات والمواضيع إلا أن مراجعينا جعلونا مطلعين أمينين مدققين . ونحن نمنحهم هذه الشهادة إلا أننا أيضاً نستبعدهم من أى تقصير قد يكون فى هذا الكتاب . العديد من الناس قد ساعدونا ، وإذا لم نذكرهم فلا يعنى هذا سوى ضيق المساحة . إليهم جميعاً نقدم عميق شكرنا .

لإعداد هذا الكتاب فنحن نرغب فى شكر جين - فرنسوس فيليان (الناشر البيولوجى) التى حثتنا عند اللزوم والتى شجعتنا عندما احتجنا لذلك . ونحن نرغب بصفة خاصة شكر رويين ستورم فان ليوبين مديرة الإنتاج على جدها العظيم ومهارتها فى النشر .

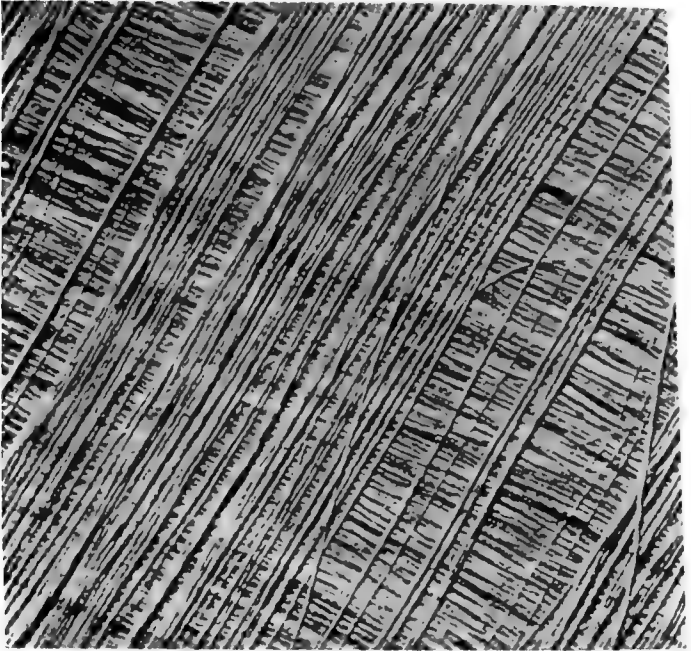
روبرت م. ديفلين
فرانسيس ه. ويدام

لفصل الاول



الخلايا النباتية : التركيب والوظيفة

Plant Cells: Structure and function



صورة إلكترونية دقيقة للجدار الخلوي للـ *Valonia macrophysin* . تبين تنظيم الألياف السيلولوزية .

مهداة من K. Mühlethaler, Institut für Zellbiologie, Zurich.



تعتبر الخلية الوحدة التركيبية والوظيفية الأساسية للحياة ، ويعتبر هذا المفهوم جزء من نظرية الخلية التي اقترحها عالم النبات ماتياس شليدن Matthias Schleiden وعالم الحيوان تيودور شوان Theodor Schwann خلال مطلع القرن التاسع عشر ، وقبل ظهور نظرية دارون Darwin عن التطور والنشوء (evolution) بحوالى العشرين عاماً . تعتبر تلك النظريتان « نظرية الخلية ونظرية التطور والنشوء » هما الركيزة الأساسية للعلوم البيولوجية الحديثة .

في النباتات والحيوانات وحيدة الخلية تعتبر الخلية كائن حي كامل ، ولكن في صور الكائنات الراقية عديدة الخلايا (multicellular organisms) فإنه يوجد تجمع لعدد كبير من الخلايا المختلفة والتي تنظم بكل دقة النمو growth والإمائية التطورية development (التغير التشكلى morphogenesis) |خلال تفاعلاتها الكيميائية وتخصصاتها الوظيفية . ليس من المدهش أن حجم وشكل النبات يتحدد أساساً بعدد ومورفولوجية وترتيب الخلايا النباتية ، وليس من المدهش حقاً وجود علاقة بين البنية الخلوية والوظيفة الخلوية . فعلى سبيل المثال فإن الأنسجة الموصلة conductive tissues للنبات تتكون من خلايا معدة تركيبياً للنقل السريع للماء والمغذيات .

وبالرغم من تعدد النواتج التخصصية والوظيفية للخلايا إلا أن الخلايا متشابهة إلى حد كبير في احتوائها للعديد من الضروب الكيميائية والتركيبية المتشابهة مثل تلك التي توجد في الغشاء البلازمي (Plasmalemma) وفي وجود الأحماض النووية (حمض دى أوكسى ريبونوكليك deoxyribonucleic acid (DNA) وحمض الريبونوكليك (RNA) (ribonucleic acid) والتي تعمل كمكونات أساسية في ميكانيكية نقل المعلومات في جميع الخلايا ، لذلك فالكائنات الأولية ذات الخلايا غير المحتوية على أنوية محددة (Prokaryotes) وكذلك الكائنات ذات الخلايا المحتوية على أنوية محددة (Eukaryotes) عادة ما تشترك في الكثير من الخصائص العامة ، وحتى تلك الكائنات التي تظهر استثناءاً لنظرية الخلية مثل تلك المتعددة الأنوية (Coenocytic (multinucleate في الطالحب والفطريات التي تحتوى على أنوية وميتوكوندريا وبلاستيدات وتركيبات غشائية أخرى ، ووظائف الحياة في هذا النوع من الكائنات المتعددة الأنوية لا تختلف عن الكائنات الأخرى فهي غالباً ما تبدو للفاحص العالم متشابهة في وظائفها الخلوية مع جميع النباتات الأخرى .

ولذلك فإن فهم فسيولوجيا النبات يتوقف على فهم الأساس التركيبى والوظيفى للوحدة الحية « الخلية » ، ولذلك فيجب فحص الملامح التركيبية للخلية النباتية النقطية ،

ويجب أن ننوه هنا أن الميكروسكوب الإلكتروني قد ساعد في توضيح معالم هذه الوحدة التركيبية .

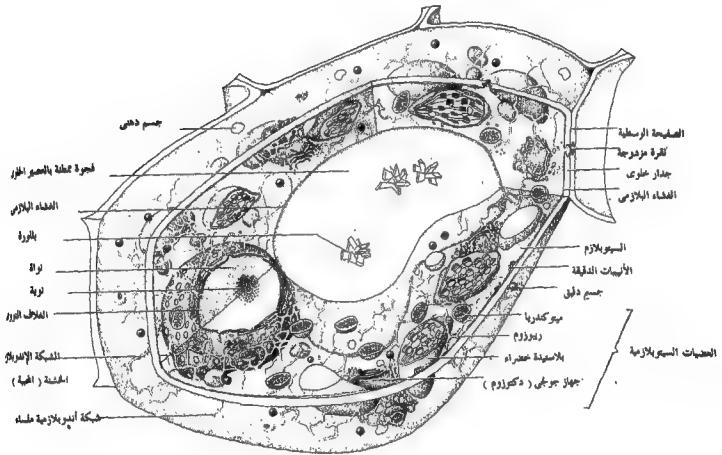
الخلاية النباتية الصميمة « النخطة » "Typical" Plant Cell

لا وجود للخلية النباتية « النخطة » ، إلا أن تشابه الخلايا النباتية الحية يسمح لنا بتصور خلية تحتوى على عديد من التراكيب الموجودة في الخلايا الحية . لذلك فإن تركيب الخلية الحية كما هو مبين في شكل (١ - ١) يتميز بوجود جدار خلوي Cell wall يحيط بمساحة داخلية تحتوى على البروتوبلازم Protoplasm والذي يحتوى على السيتوبلازم Cytoplasm والنواة nucleus ونحن نطلق على تلك المكونات البروتوبلازمية بالبروتوبلاست Protoplast ، وعادة ما يقوم العلماء بفصل البروتوبلاست عن الجدر الخلوية واستعماله في الدراسات الفسيولوجية والكيموحيوية .

يحاط السيتوبلازم بغشاء يعرف بالغشاء البلازمى Plasmalemma ، كما تحاط النواة بغشاء معقد يعرف بالغلاف النووي nuclear envelope ، ويوجد داخل السيتوبلازم العضيات السيتوبلازمية cytoplasmic organelles التى تتضمن الميتوكوندريا mitochondria والبلاستيدات plastids والريبوزومات ribosomes والأنبيات الدقيقة microtubules والجسيمات الدقيقة microbodies (سوف نعرف ونفرق بين هذه المصطلحات فيما بعد في هذا الفصل) . كما يوجد داخل السيتوبلازم أيضاً تركيبات غشائية تعرف بالشبكة الأندوبلازمية endoplasmic reticulum وجهاز جولجى Golgi apparatus الذى يجاور في العادة النواة ، والعضيات السيتوبلازمية والأغشية توجد في المادة الأساسية للسيتوبلازم ground substance وهى الوسط الغروى غير المتميز الذى يتكون من العديد من المواد البيوكيميائية (أنظر ملحق أ) .

على الرغم من وجود مواد ذائبة كثيرة في البروتوبلازم ، إلا أن البروتوبلازم ذو طبيعة غروية ، ويتميز بخصائص النظم الغروية . وترجع هذه الطبيعة الغروية للبروتوبلازم بالدرجة الأولى لوجود البروتينات . والسطوح المساحية غير المحدودة التى تقدمها البروتينات المنتثرة في البروتوبلازم تساعد على وجود الظروف الضرورية للإدمصاص adsorption والحركة الكيميائية ومن ثم التفاعلات اللازمة للحياة ، وعلى ذلك يعتبر النظام الغروى أساسى لمظاهر المادة الحية . (أنظر ملحق أ الذى يوجز شرحاً للغرويات وخصائصها) .

الفجوات vacuoles : هي عبارة عن مساحة محاطة بغشاء مملوءة بسائل مائي أي العصير الخلوي Cell sap . توجد الفجوات العصارية مبعثرة في السيتوبلازم في الخلايا النباتية الحديثة السن ، بينما في الخلايا البالغة فإن الفجوة تتميز بكون حجمها ووجودها في مركز الخلية ومحتوياتها محاطة بغشاء واحد هو الغشاء البلازمي الداخلي Tonoplast ويحتوي العصير الخلوي على مواد كيميائية ذائبة والتي تتضمن السكريات والأملاح والصبغات ونفايات نواتج عمليات التمثيل الغذائي « الأيض » وحتى البللورات .



شكل ١ - ١ : التركيب التمثيلي الكامل للخلية النباتية .

جدار الخلية Cell Wall

بصرف النظر عن وجود بعض الاستثناءات البسيطة ، فإن الكائنات تحتاج إلى دعائم ميكانيكية من بعض المركبات لكي تستمر في شكلها المحدد . فالضغط المائي

المتولد في خلايا النباتات والحيوانات لا يكون كافى دائماً لكى يحتفظ الكائن باستقامة تركيبه المترابط ، والدعامة في عالم الحيوان إما أن تتكون من الهيكل الخارجى exoskeleton والذى يضم بداخله خلايا أخرى محصورة في هذا الهيكل أو تتكون تلك الدعامة داخليا « هيكل داخلى endoskeleton » حيث تلتصق به خلايا أخرى خارجياً . بينما في النبات فإن كل خلية بذاتها تحاط بتركيب صلب هو جدار الخلية Cell Wall . وكما سنشرح بالتفصيل فيما بعد فإن صلابة جدار الخلية بالإضافة إلى ضغط الماء في فجوة الخلية النباتية هما المسئولان عن ضغوط الامتلاء Turgor Pressures التى تبرز وتساعد في الدعامة الميكانيكية للكائن الكامل .

بالإضافة إلى تقديم الدعامة الميكانيكية فإن للجدار الخلوى وظائف أخرى هامة والتي تعتبر جزء من ديناميكية التفاعل بين البيئة الخارجية والبروتوبلاست . على سبيل المثال فالجدر الخلوى تشترك في إمتصاص وإنتقال الماء والمعادن وفي الإفراز Secretions وفي نشاط إنزيمى معين ، كما يعتقد علماء أمراض النبات أيضاً أن الجدر الخلوى ومكوناتها تلعب دوراً هاماً في مقاومة المرض بمنع إختراق ما يكون طفيلياً .

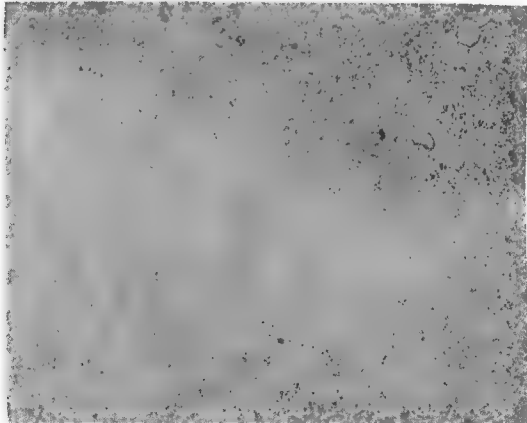
ويقوم البروتوبلاست الحى بإنتاج وتعصيد الجدار الخلوى ، وبالطبع فإنه توجد خلايا لا يستمر فيها البروتوبلاست طويلاً تلك المتخصصة في وظائف التوصيل والتدعيم مثل الخشب Xylem كالفصيبيات Tracheids والتي لا تحتوى على بروتوبلاست وتتكون من جدار ثانوى سميك والذى يصبح متخصصاً بدرجة كبيرة من خلال عملية التكشف . وينتج البروتوبلاست مكونات الجدار الخلوى ويرسبها ملاصقة للسطح الخارجى للغشاء البلازمى . والمركب الرئيسى للجدار الخلوى هو السليولوز Cellulose وهو مادة كربوهيدراتية عديدة التسكر Polysaccharide يتكون من عدة آلاف من جزيئات السكر . وتشكل المواد البكتينية والهيميسليولوز واللجنين والسوبرين والبروتينات بما فيها الإنزيمات المكونات الأخرى الرئيسة للجدر الخلوى . وسوف نتناول الطبيعة الكيميائية لتلك المكونات الرئيسة لجدار الخلية في فصل آخر .

تكوين الجدار الخلوى Cell Wall Formation

الصفحة الوسطى Middle lamella :

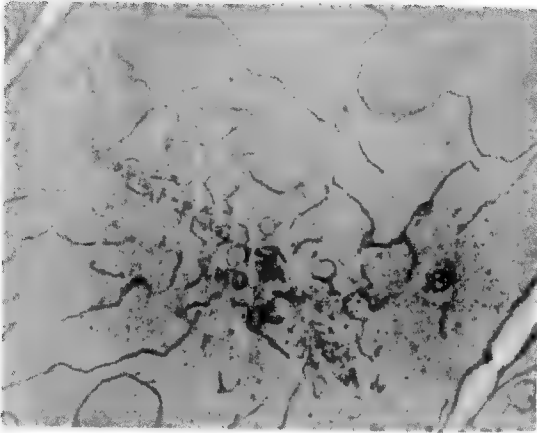
يبدأ تكوين الجدار الخلوى في الطور النهائى Telophase للإنقسام الغير مباشر « الميتوزى mitosis » كما هو واضح في شكل ١ - ٢ ، حيث تهاجر الانبيبات الدقيقة microtubules التى توجد في السيتوبلازم في إتجاه المنطقة الإستوائية equatorial region

للخلية وهذه الأنابيب الدقيقة تمثل جزءاً من نظام أو تجمع للليفات fibrils يسمى الفرجوبلاست Phragmoplast والذي يتكون بين النواتين البنويتين daughter nuclei وفي الأطوار المبكرة من الإنقسام أى في مرحلة إنقسام السيتوبلازم Cytokinesis تتكون قطرات droplets أو حويصلات Vesicles ، تتجه هذه الحويصلات إلى الخط الإستوائى للخلية الأم على طول الفرجوبلاست وتلتحم مع بعض لتكوين الصفيحة الخلوية Cell Plate (أنظر شكل ١ - ٣) . والحويصلات التى تنتج من أجسام جولجى يعمل أن تحتوى على مواد بكتيدية وهذه الحويصلات تشارك في تكوين أولى الطبقات وهى الصفيحة الوسطية والتى تلتصق الخلايا مع بعضها . خلال مراحل التكوين المبكر فإن هذه المادة البكتيدية تشبه الهلام Jellylike لاحتوائها على نسبة عالية من حمض البكتيك والذي يحتوى جزيئه على مايقرب من المائة أو أقل من جزيئات حمض الجلاكٹورونيك α -D galacturonic acid (أنظر الفصل الحادى عشر) . والمواد الأخرى التى توجد فى الصفيحة الوسطية هى أملاح غير ذائبة لحمض البكتيك ألا وهى بكتات الكلسيوم والمغنسيوم بالإضافة إلى كميات ضئيلة من البروتوبكتينات Protopectins .



شكل ١ - ٢ : صورة إلكترونية دقيقة لقطاع يمر بمماس عرضى لجدار خلية لحاء جنبرية ، لاحظ الأنابيب الدقيقة العديدة فى السيتوبلازم والموازية للجدار العرضى مكبرة $\times 31000$

عن : Biophoto Associates/ Dr. Myron C. Ledbetter/ Brookhaven National laboratory



شكل ١ - ٣ : صورة إلكترونية دقيقة تبين المرحلة الأولى لتكوين الصفيحة الخلوية في الطور النهائي لانقسام خلية قمة جذر البصل . تطور الصفيحة الخلوية بتحد بالحناء من أسفل اليمين إلى أعلى اليسار . الشبكة الإندوبلازمية موجودة على جانبي الصفيحة الوسطى الخلوية (التكبير $\times 9400$) .

عن K. Porter and R. Machado 1960. *Biophys. Biochem. Cytol.* 7: 167.

وجزء البكتينات الذى يوجد بصفة أساسية في الصفيحة الوسطية والجدر الابتدائية يحتوى على ٢٠٠ جزء أو أكثر من مشتقات حمض الجلكترونك والذى فيه تتأستر (esterified) مجموعات الكربوكسيل على ذرة C_6 بمجموعات الميثيل (أنظر الفصل الحادى عشر) أما البروتوبكتينات والتى توجد في الغالب في الجدر الابتدائى تشبه البكتين ولكنها ذات أوزان جزيئية أكبر من البكتينات . وترجع صلابه (Hardening) الصفيحة الوسطى في المراحل المتأخرة من تكوين الجدر الخلوى لوجود أملاح الكلسيوم والمغنسيوم لحمض البكتيك وكذلك عديدات التسكر المتضخمة كالسليولوز وفي بعض الأحيان اللجنين . خاصية ليونة الثار الناضجة تكون مصحوبة بزيادة في ذوبانية المركبات البكتينية للصفيحة الوسطى . ومن المحتمل أن تفقد تلك المركبات خاصية ترابطها والذي يرجع إلى تلك التفاعلات التى تشترك فيها إنزيمات تحلل البكتينات

Pectolytic enzymes والتي تزداد في نشاطها كلما تقدمت الثمار في النضج .

الجدار الأولى Primary Wall : بمجرد تكوين الصفيحة الوسطى تزداد الخلية في الحجم وتستطيل ويصحب هذه الاستطالة ويتبعها تشرب الصفيحة الوسطى بثلاث أنواع من المركبات هي (١) السيلولوز (٢) والهيميسيلوليزات hemicelluloses والتي تتضمن صنوف من عديدات التسكر مثل الزيلانات xylans والأربنات arabans والجلكتينات galactans (٣) والجليكوبروتينات glycoproteins المحتوية على كربوهيدرات وبروتينات ومركبات أخرى . وينتج عن هذا الترسيب طبقة رقيقة سمكها من ١ إلى ٣ ميكرون ، ويطلق على هذه الطبقة التي تقع على السطح الداخلي للصفيحة الوسطى والسطح الخارجي للغشاء البلازمي بالجدار الابتدائي « الأولى » . ومن الجدير بالذكر أن الصفيحة الوسطى تقع دائماً بين الجدر الأولية للخلايا المتلاصقة . ومن الجدير بالذكر أيضاً أن العديد من الخلايا في النباتات تحتوى فقط على جدر ابتدائية ولا تحتاج تلك الجدر إلى الذهاب أكثر في تطور جدرها إنمائياً ، فالخلايا المرستيمية وخلايا البشرة epidermal cells والخلايا المشتركة في التمثيل الغذائي من النوع ذو الجدر الابتدائية فقط .

تتميز إستطالة الخلية أساساً بالمطاطية الإنساشية (Stretching) للجدار الابتدائي ، ويوجد نوعان من هذه المطاطية . النوع الأول يأخذ طريقه خلال أو بعد تكوين الجدار مباشرة ، وهذا النوع قابل للإنعكاس reversible [كما هو الحال في شريط (حزام) المطاط rubber band] وتتميز بالمحافظة على إستمرارية الروابط الفرعية العرضية (cross-linkage) بين مكونات جدار الخلية . وهذه المطاطية الانعكاسية يمكن أن يقال عنها أنها تعتمد على تلك الخواص المطاطية elastic للجدار . أما النوع الثاني من الانبساط الجداري فهو غير قابل للانعكاس ويتميز بإعادة تكوين reformation الجدار أو تكسير الروابط بين مكونات الجدار وتؤدي هذه العملية إلى عدم قابلية الجدار للاستطالة . وهذا النوع الثاني من المرونة غير القابلة للانعكاس بسبب إحلال وإزاحة مكونات الجدار الأصلية وتشرب كميات إضافية من السيلولوز ومركبات أخرى إلى فراغ الجدار Wall Space والتي تحدث نتيجة إعادة تركيب وترتيب الروابط العرضية بعد تناقص المطاطية . والمرونة غير الانعكاسية يمكن أن يقال عنها أنها تعتمد على خواص الجدار البلاستيكي plastic المرتبط بإعادة تكوين الجدار wall reformation . تضاف مواد جديدة أثناء أو بعد انبساط الجدار وذلك من خلال عمليتين الأولى وتسمى عملية الإغمداد الداخلي intussusception وهي دخول المواد الكيميائية الناتجة من السيتوبلازم

مباشرة في فراغات الجدار والثانية وتعرف بالتراكم apposition وهى تكوين طبقات جديدة على طبقات الجدار السابقة .

وبتحليل الجدار الأولى لخلايا غمد ريشة الشوفان Avena coleoptile بواسطة بيشوب Bishop وبايلي Bayley وسترفيلد Setterfield (7) فقد وجدوا أن الهيميسليولوزات توجد بتركيزات عالية بالمقارنة بالمواد البكتيدية . وبالمثل أوضح كل من راى Ray (29) وألبرشيم Albersheim (1,2) وجود تركيزات منخفضة من المواد البكتيدية في الجدار الأولى . توضح هذه المعلومات أن الهيميسليولوزات والمواد الأخرى المكونة للجدار الأولى تلعب دوراً أساسياً هاماً في المراحل الأولى لنمو الخلية عما كان معتقداً من قبل . وفى الحقيقة فالهيميسليولوز من نوع زيلوجلوكان Xyloglucan يظهر أنه يعمل كرابطة فعّية عرضية cross-link في تركيب جدار الخلية ، والزيلوجلوكان عبارة عن أيدروجين مرتبط بالسليولوز ويرتبط أيضاً بالمواد البكتيدية المبلعمة polymers (4,20) - أى المواد البكتيدية المتجمعة والمربطة من جزيئات بسيطة وكثيرة العدد ، ويشك حالياً في أمر هذه الرابطة الأخيرة .

في دراسة لمكونات الجدار الخلوى لقمم جنور البصل وجد جينسن Jensen (19) أنه على الرغم من التركيز العالى للمواد البكتيدية والهيميسليولوزات في الجدار الأولى لخلايا الحزم الوعائية الأولية فإن تلك المكونات السابقة منخفضة في خلايا جدر خلايا القشرة Cortex ومنشآت البشرة Protoderm . ومع أن المكونات العامة للجدار الخلوى توجد في كل جدار أولى ، إلا أن التركيز النسبى يظهر أنه يختلف باختلاف نوعية الخلايا . ويحتوى الجدار الخلوى على كمية مرتفعة من البروتين التركيبى الذى يتميز بأنه غنى بالحمضيين الأميينى البرولين Proline والهيدروكسى برولين hydroxyproline .

الخيطوط البلازمية (البلازموذيماتا) وحقول النقر Plasmodesmata and Pit Field :

الخيطوط البلازمية (مفردها : Plasmodesma) هى خيطوط Strands سيتوبلازمية في خط إستواء الخلية المتصلة حول خيطوط الشبكة الأندوبلازمية خلال تكوين الصفيحة الخلوية . وهذه الخيطوط التى تخترق الجدر الخلوية ، يعتقد أنها تعمل كطرق موصلة في غاية الأهمية - للماء والمواد الأخرى عبر الخلايا . والخيطوط البلازمية ربما توجد متجمعة في جزء من الجدار تعرف بحقول النقر الأولية Primary Pit fields وهى مساحات رقيقة في جدار الخلية . والنقر تقابل بعضها البعض في الجدر الابتدائية للخلايا المتجاورة والتي تعرف بالنقر الزوجية pit pairs (أنظر شكل ١ - ٥) وبين الصفائح الوسطية

تكون جميعها ما يطلق عليه اسم الغشاء النقرى pit membrane . وفي تلك الخلايا التي لها جدار ثانوى فإن النقر إما أن تكون بسيطة أو ذات حافة (محفوفة bordered pits)^(١) والفرق بينهما أن الجدار الثانوى عندما يتكون بعض الشيء فوق فجوة النقرة pit cavity ، فهو يعطى مظهر السطح المقعر عند النظر إليها رأسياً . أما النقر البسيطة غير مغمورة بأى زوائد إنمائية للجدار الثانوى .

الجدار الثانوى Secondary Wall : بمجرد تكوين الجدار الأولى فى الخلايا البارنشيمية parenchymatous cells تتوقف الخلية عن الاستطالة وعن ترسيب مواد الجدار ، بينما فى خلايا أخرى مثل القصيبات Tracheids والألياف fibers النامية فإن الجدار يستمر فى تغليظه Thicken بعد توقف إستطالة الخلايا ، وذلك بترسيب طبقات من السليولوز واللجنين وذلك لتكوين الجدار الثانوى . ويتراوح سمك الجدار الثانوى ما بين ٥ إلى ١٠ ميكرون وبنهاية ترسيب الجدار الثانوى يفقد الجدار الكثير من مرونته ويصبح فى النهاية غير مطاط بالكامل ، ولعلنا قد أدركنا الآن توقف إستطالة الخلية مع تكوين الجدار الثانوى ، والأكثر من ذلك فقد يؤدى تغلظ الجدار الثانوى إلى امتلاء معظم حجم الخلية ويسبب موت وتحلل البروتوبلازم ، ويؤدى موت السيتوبلازم إلى تكوين قنوات Lumen (أو فجوات cavity) تلك التركيب المميز لخلايا الألياف الدعامية وقصيبات الخشب .

كثير من الجدر الثانوية تحتوى على اللجنين تلك المادة اللاكربوهيدراتية المتلزمة المشتقة من مركبات الفينيل بروبان Phenyl Propane Compounds مثل الكنفريل Coniferyl ، والكوفريل P-Coumaryl وكحولات السينايل Sinapyl alcohols ، وهذه المركبات الكحولية توجد فى الجدار مع الهيميسليولوزات ومركبات أخرى التى ترتبط عرضياً بالسليولوز . يحتل اللجنين المركز الثانى من حيث السيادة بعد السليولوز بين مركبات النبات كله ، حيث يكون من أكثر المركبات الكيميائية وجوداً فى الجدر الثانوية ، وترجع أهميته أنه يضيف ويزيد من صلابة التراكيب التى يكونها . إلا أنه فى بعض النباتات يغلب ترسيب السليولوز النقى فى طبقات الجدار الثانوى ، والمثال المعروف لذلك هو ألياف القطن والتى يكون السليولوز النقى فيها أكثر من ٩٠٪ من وزن الجدار الجاف . بعض جدر الخلايا النباتية قد تغطى بالأديم (كيوتين Cutin) أو قد تتشبع بالسوبرين Suberin أو الشموع Waxes وهذه المواد تحمى الخلية من الفقد

(١) قد تعرف عريباً أيضاً بالنقر المصفوفة .

المفرط للماء . وبالتأكيد يعتبر الأديم المتكون على أسطح الأوراق والسيقان ذا أهمية عظيمة في هذا الشأن .

السليولوز ومكونات الجدار الأخرى

Cellulose and Other Cell Wall Components

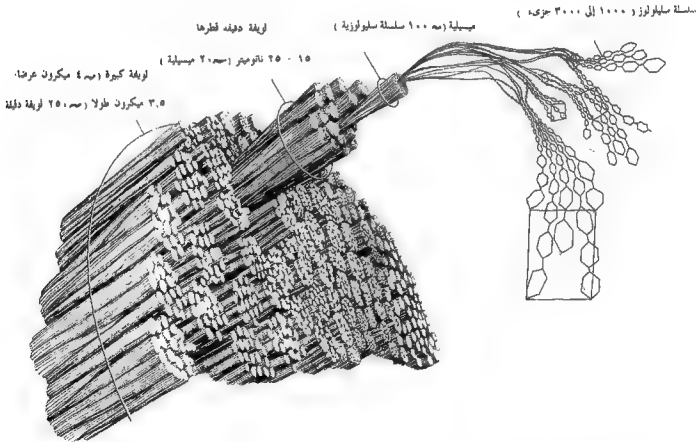
السليولوز مادة عديدة التسكر يتكون جزيعة من جزيئات متكررة من السكر السداسي بيتا جلوكوز الييني β -D-glucose (أنظر الفصل الحادى عشر) . والتدرج الهرمى لتنظيم ترتيب السليولوز في جدار الخلية ، والذي يتركز على زيادة التنظيم الترتيبى ، والذي يبدأ بسلسلة بسيطة من السليولوز والتي تستمر لتكوين الميسيل micelle ، ثم اللويفات الدقيقة microfibril ، ثم اللويفات الكبيرة macrofibril (أنظر شكل ١ - ٤) . يعتقد أن سلسلة السليولوز تتكون من ألف إلى ثلاث آلاف من جزيئات السليولوز مع ارتباط كل جزئ مع الذى يليه برابطة بيتا ١ - ٤ (β -1,4 linkage) « أنظر الفصل الحادى عشر » . وسلاسل السليولوز تكون تراكيب بللورية Crystalline Structures تسمى الميسيلات micelles . وكل ميسيلية تتكون من ١٠٠ سلسلة من السليولوز مرتبة في صورة شبكية التركيب latticelike ، وتعتبر الميسيلية هي أصغر وحدة تركيبية للجدار الخلوى ، والمستوى الثانى في التنظيم هو اللويفات الدقيقة والتي تحتوى على حوالى عشرين ميسيلية - وقطر اللويفة الدقيقة حوالى من ١٥ إلى ٢٥ نانومتر nanometers - وتتكون كل لويفة دقيقة من حوالى ٢٠٠٠ سلسلة سليولوزية ، وكل تجمع لحوالى ٢٥٠ لويفة دقيقة تنتظم لتكون اللويفة الكبيرة macrofibril ، وتلك اللويفات الكبيرة تشبه نسيج الحبل woven rope كل لويفة منها عرضها ٤ ميكرون وطولها ٣,٥ ميكرون ، وتمد الجدار الخلوى بالعزم « القوة » الوافر .

إزالة المواد الغير سليولوزية من الجدار الخلوى يؤدي إلى تغير طفيف جداً في شكل الخلية وفي معظم الخصائص الميكانيكية للجدار مما يدل على أن المركبات اللاسليولوزية تكون مبعثرة خلال الإطار السليولوزى (أى مواد مألقة لهذا الإطار) . وكل ليفة من القطن التى تُرى بالعين المجردة ربما تحتوى على حوالى ١٥٠٠ لويفة دقيقة وحوالى من $7,5 \times 10^8$ سلسلة سليولوزية جزيعة .

نتيجة للدراسات التى أجريت في معمل البرشيم Albersheim (3,4,20) على مكونات

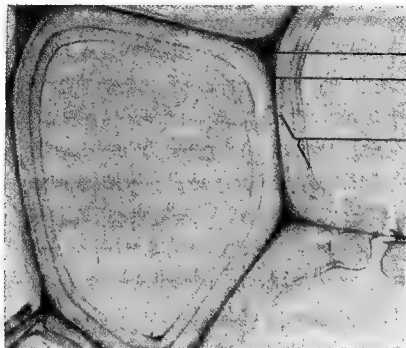
الجدار الأولى لمزرعة معلقات خلايا نبات الشنار الأمريكي Sycamore^(١) فقد حصل علماء النبات على أول نموذج « موديل model » لترتيب مكونات الجدار الخلوى وميكانيكية الانسباط الخلوى (Cellular extention). ويعتقد أن الزيلوجلوكينات Xyloglucans ذات رابطة تشابكية cross-linkage غير متكافئة خلال الروابط الهيدروجينية لميسيلات السيلولوز - ويبدو أن ذلك هام للغاية فى الاستطالة الانبساطية بواسطة تفكك الجدار الخلوى ، وكما ذكر من قبل فإن تفكك الجدار الخلوى ينتج من كسر تلك الروابط التشابكية بين الزيلوجلوكينات وميسيلات السيلولوز . ربما تضمنت دراسة الموديل أيضاً ما يساعد على تفهم تركيب الجدار الخلوى .

يمكننا تمييز ثلاث طبقات فى الجدار الثانوى ، كل منها له تنظيم دقيق مختلف للوفيات دقيقة . على سبيل المثال فى جدر قصيبات الموز (أنظر شكل ٥ - ١) يمكننا تمييز خمس طبقات : الصفيحة الوسطية ، الجدار الابتدائى الرقيق ، وثلاث طبقات للجدار



شكل ١ - ٤ : تنظيم سلاسل السيلولوز الجزئى إلى اللوفيات الكبيرة واللوفيات الدقيقة والميسيلات .

(١) لقد يعرف عربياً أيضاً باسم شجرة الألب Plane-Tree واسم الجنس العلمى Platanus وهو يتبع العائلة Platanaceae والاسم الإنجليزى السيكامور Sycamore خطأً لأن المقصود بهذا الاسم هو الجميز - وينتج من خشب الأشجار القشرة المعروفة باسم قشرة السيكامور وكلمة Plane تعنى فارة النجار .



شكل ١ - ٥ : صورة إلكترونية دقيقة لخلية من عمود وعائى (قصبة) جدر الموز .

W.C. Mueller, University of Rhode Island.

مهداة من :

الثانوى ، وأيضا نقر زوجية pit pairs . وعلى ذلك يمكن حساب تسع طبقات من الجدر تفصل بين خليتين متجاورتين من خلايا القصبيات (١ صفيحة وسطية + ٢ جدار ابتدائى + ٦ جدر ثانوية للخليتين) .

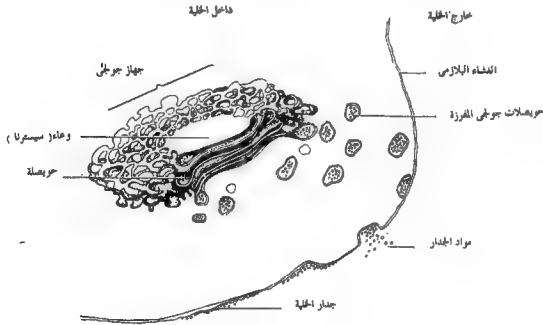
تشكيل الجدار Wall Synthesis

يتم بناء الجدار الخلوى عن طريق المواد التى ينتجها السيتوبلازم وتنقل خلال الغشاء البلازمى (البلازما لما) إلى المناطق الجدارية . وقد أوضح رامسى وبرلين Ramsey and Berlin (28) باستخدام الميكروسكوب الإلكتروني أن مكونات الجدار تخترق البلازما بعملية مشابهة لعكس خطوات الينوسيتوزس^(١) Pinocytosis . وبروتينات الجدار الخلوى التى تتمثل على الشبكة الأندوبلازمية الخشنة وكذلك عديدات تسكر الجدر الخلوية والهيمنسليولوزات والمركبات البكتيدية تلك التى تنتجها أجهزة جولجى ويبدو أن هذه المكونات تندمج فى حويصلات vesicles تبرعم من أجهزة جولجى أو على الشبكة الإندوبلازمية ثم تخترق الأغشية البلازمية بطريقة تسمح لتلك المكونات أن تنتشر

(١) Pinocytosis هو امتصاص للمواد السائلة بواسطة الخلايا الحية

على السطح الخارجى لمنطقة الجدار (شكل ١ - ٦) .

وقد أشار كثير من الباحثين أن سليولوز اللويفات الدقيقة يترسب في نظام متوازى خاصة في المراحل الأخيرة من تكوين الجدار ، كما أوضح لدبتروبرتر (22) Ledbetter and Porter من نتائج أبحاثهما الأولى على خلايا لحاء الجذر (أنظر شكل ١ - ٢) أن القصيبات تتلاصق بشدة على السطح البنى بين الجدار الخلوى والسيتوبلازم وتكون موجهة بطريقة موازية للويفات السليولوزية الدقيقة الموجودة في الجدار الخلوى . موضع الأنابيب الدقيقة على السطح البنى « للسيتوبلازم - الجدارى » وتوازى إتجاهها مع الليفات السليولوزية الدقيقة في الجدار الخلوى يدل على أن تلك الأنابيب الدقيقة تلعب دوراً مباشراً في توجيه تلك اللويفات السليولوزية الدقيقة في جدار الخلية .



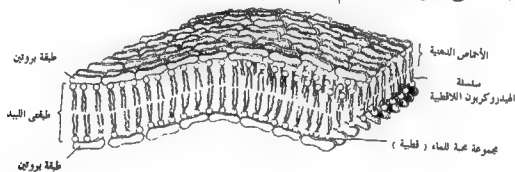
شكل ١ - ٦ : الحويصلات التى تترجم من جهاز جولجى وتخرج بالأغشية البلازمية ثم تنطلق المواد بعد ذلك إلى منطقة الجدار .

الأغشية Membranes

لا بد أن نشير إلى الحقيقة أن معظم الأنشطة الخلوية تعتمد على تنظيم مختلف المكونات الكيماوية داخل الأغشية المرتبطة أو أغشية العضيات الخلوية وكذلك الشبكة الإندوبلازمية ، وقد استعمل الميكروسكوب الإلكتروني في فحص تركيب الأغشية الخلوية .

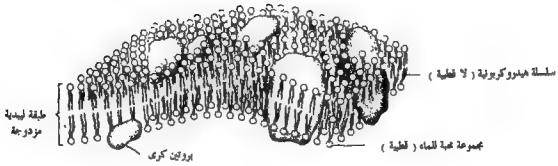
كان كل من دافسون ودانيل (Davson and Danielle) (11,12) أول من أوضح نموذج

(موديل) - تلك « ذا طبقتي الجزىء لبييدية المصاحبة للبروتين » Bimolecular Lipid Layer Associated With Protein (شكل ١ - ٧) . وقد استخلص هذان العالمان وجود خواص التوتر السطحي Surface Tension والنفاذية Permeability وأن تركيب الأغشية تحتوي على كمية كبيرة من الليبيدات التي تسمح بمرور المواد اللاقطبية nonpolar أو المركبات التي لا تحمل شحنات على سطوحها . ودلت ملاحظتهما أيضاً أن طبقة البروتين توجد على كلا سطحي الغشاء بغرض نقل المواد القطبية أو ذات الشحنة السطحية أو المواد الأخرى التي تحتوي جزيئاتها على أجزاء قطبية وأخرى غير قطبية ، هذا « الموديل » يصور وجود طبقة مزدوجة من الليبيد محصورتين (سندوتش Sandwiched) بين طبقتين من البروتين . توجد ملاحظات مؤكدة (تعتمد على الحفر التجمدى freeze-etching والنفاذية والتغيرات التركيبية للأغشية) على أن « موديل الغشاء السندوتشي » "Sandwich model" لدافسون ودانيل لا يوجد في جميع التراكييب الغشائية . وعلى الرغم من أن هذا « الموديل » « للوحدة الغشائية » "unit membrane" لا يوضح ديناميكية التغيرات في نفاذية الأغشية ، إلا أنه يمدنا بقواعد وأسس العديد من التجارب التي تقودنا إلى فهم تركيب وديناميكية الغشاء .



شكل ١ - ٧ : موديل « للوحدة الغشائية ذات الطبقتين لدانيل ودافسون » يوضح طبقتي الدهن بين طبقة من البروتين الجزىء على كلا السطحين ، لاحظ مصاحبة النهايات القطبية من الليبيد في كل سطح من البروتين ، والنهايات اللاقطبية الأيدروكربونية من تركيب الليبيد تتجه نحو الداخل والمركز .

يوضح شكل ١ - ٨ النموذج الأكثر قبولا اليوم للغشاء (أى الموديل المبرقش السائل The fluid mosaic model) والمكونات البروتينية ربما تتركب إنزيميا وربما تختلف جوهرياً من عضو لآخر . ولما كان من المؤكد أن الغشاء ذا طبيعة فسفوليبيدية بروتينية فإنه يمكننا بناء غشاء صناعي من بروتينات وليبيدات معروفة . تلك النموذج « الموديل » المبرقش السائل يدخل في الحسبان تلك الخواص الديناميكية للأغشية وعلى الأخص إنتقال المواد الكارهة للماء (hydrophobic (water-fearing) والمحبة للماء (hydrophilic (water-loving) ، كما يعلل وجود المكونات الإنزيمية في الغشاء والتغيرات في النفاذية ، ويحتوى الغشاء على طبقتين double layer, or bilayer هما الفسفوليبيدات



شكل ١ - ٨ : « الموديل » المرفق السائل the fluid mosaic model، الكريات الصغيرة والأعمدة الرأسية تغل الفسفوليبيدات، وتنتشر الأجسام البروتينية الكبيرة على سطح الغشاء وفي داخله ، وكذلك تنتشر المواد الكربوهيدراتية والمواد الأخرى في وسط الفسفوليبيدات

بذيوها الهيدروكربونية الكارهة للماء المتجهة للداخل ، والبروتينات الكرية globular proteins والتي تنتشر داخل الفسفوليبيدات والتي تشبه كريات البنج بونج Ping-Pong balls المختلفة الأوزان داخل بركة موحلة من سائل لزج Puddle of viscous fluid . المركبات البروتينية ربما تكون تركييبية أو إنزيمية وربما تختلف جوهريا في النوع والكمية من عضو خلوى أو من نظام غشائى إلى آخر أو من وجه غشائى إلى الوجه الآخر على نفس الغشاء .

وهذا الموديل يدخل في الحسبان الطبيعة الديناميكية للأغشية في أن كل من المكونات والمنطقة السطحية ربما تتغير كإعكاس reflected للتغير في النفاذية والنشاط الإنزيمى على السطح الخلوى للكائن . وبالتالي فإن البروتينات والمكونات لا تكون مثبتة fixed ولكنها ربما تكون طافية « عائمة » float في وعلى الفسفوليبيد وبالتالي تكوين مبرقش « موزيك » من المركبات . والبروتينات جميعها من تلك الأحجام التي يمكنها أن تدفن embedded في البيئة الليبيدية . والبروتينات ربما أيضاً أن تكون جزئياً كارهة للماء أو جزئياً محبة للماء . وفي اتجاه سطح الغشاء لابد أن نتوقع أن نجد نهايات من البروتين محبة للماء . وعندما يكون البروتين مصاحباً لطبقة ليبيدية ، لابد أن نتوقع تفاعلات كارهة للماء خاصة خلال وسط الغشاء .

هذا « الموديل » قد أوضح أيضاً وجود مكونات غشائية أخرى ، مثل مشتقات الكربوهيدرات والبروتينات ، فالكربوهيدرات الموجودة في أغشية الخلية النباتية ربما تكون لها أهمية عظيمة في مختلف عمليات النقل الخلوى السطحية اللازمة لدخول أو خروج مركبات معينة . وكما سنرى فيما بعد أن الأغشية ربما تحتوى على إنزيمات ، وحوامل carriers ، ومضخات بروتون Proton Pumps وبروتينات تركييبية ،

ومركبات طاقة عالية تلك التى تسهل إخراج وتحرك العناصر والكيمائيات إلى داخل وخارج الخلية النباتية .

ومما لا شك فيه أن كمية الدهن والبروتين والمكونات الأخرى للأغشية من المحتمل أن تتغير من لحظة إلى أخرى بالتغير النسبي لتلك الجوامع المحبة والكراهة للماء ، لذلك فالأغشية « إختيارية النفاذية » « differentially permeable » أى أن تلك الأغشية تنظم خاصية مرور المواد المختلفة . وبالرغم من إستخدام إصطلاح « شبه المنفذة » « semipermeable » لوصف خاصية النفاذية لتلك الأغشية ، إلا أن هذا الإصطلاح لا يصف بدقة تلك الخاصية للأغشية الحيوية ، « شبه المنفذة » يعنى أن الغشاء منفذ للعديد من المركبات دون أى إختيارية ، كما يعجز هذا الإصطلاح أيضاً عن التعبير عن حقيقة طبيعة ديناميكية الأغشية ، وعلى ذلك فقد إستعاض العلماء عن هذا الإصطلاح بالإصطلاح « إختيارية النفاذية » « differentially permeable » الواسع في وصف خاصية النفاذية للغشاء الحيوى ويصف كيفية تنظيم مرور المواد ذات الطبيعة المختلفة إلى داخل أو إلى خارج الخلية والعضيات الخلوية والفجوات بمعدلات مختلفة والتي تعتمد على الميوثانية النسبية لتلك المواد في الليبيد والبروتين المكونة لتلك الأغشية . توجد عوامل أخرى تؤثر على النفاذية إلا ان المجال هنا لا يتسع لشرحها .

ويعرف النقل « بالسلبى » « passive » عند مرور المواد خلال الأغشية دون الحاجة إلى الطاقة الناتجة من عمليات التحول الغذائى للخلايا ، فالانتشار diffusion ، والتبادل الأيونى ion exchange ، وتأثير جبس - دونان Gibbs-Donnan effect ، والتدفق الكتلى mass flow جميعها يعتقد أنها صور من النقل السلبى (أو الإنتقال السلبى) .

بعض المواد ربما تتراكم في الخلية أو تهرب إلى البيئة الخارجية بما يعرف بالنقل النشط active transport ، هذا التحرك للمواد عبر الأغشية يحتاج إلى الطاقة الحيوية ووجود مستقبلات أو حوامل receptors or carriers ويؤدى ذلك عادة إلى تجمع المواد عكس تدرج منحدر التركيز ، ويُسمى نظام الحامل المحتاج للطاقة بالمضخات pumps والتي تناولها العلماء بالتوضيح منذ فترة . وسوف نتناول الآن بالشرح النظم الغشائية وعضيات الخلايا النباتية على ضوء « موديل السائل المبرقش للأغشية » .

الغشاء البلازمى « البلازمالما Plasmalemma

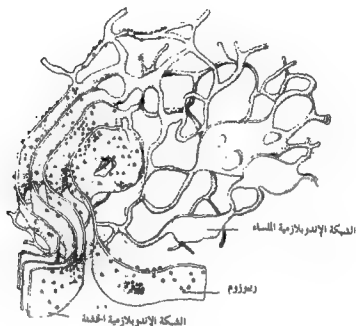
على الرغم من أن الجدار الخلوى يظهر كما لو كان يفصل الخلية عن الوسط الخارجى

إلا أن العديد من المواد تنتقل خلاله عن طريق المسام (pores) والبلازمودزماتا plasmodesmata أو ببساطة عن طريق الفعل التشرى للماء . ويتأخم هذا الجدار الخلوى غشاء رقيق مرن تركيبياً والمعروف بالغشاء السيتوبلازمى cytoplasmic membrane أو الغشاء البلازمى plasmalemma ، هذا الغشاء الذى يغلف السيتوبلازم ويكسو المكونات الخلوية . وبسبب التشابه بين الغشاء البلازمى والسيتوبلازم لذلك فيصعب علينا التمييز بينهما تحت الميكروسكوب الضوئى ، إلا أنه عند استخدام صبغات مناسبة فإنه يمكننا رؤية الغشاء البلازمى بوضوح باستخدام الميكروسكوب الإلكتروني . والغشاء البلازمى يغلف المكونات الخلوية وينظم عبور المواد من وإلى الخلية .

الشبكة الإندوبلازمية Endoplasmic Reticulum

يتشابهك سيتوبلازم الخلية بنظام غشائى مرتبط متقن يعرف « بالشبكة الإندوبلازمية endoplasmic reticulum (ER) » ، وتظهر الحويصلات كنظام من وحدة واحدة غشائية كفجوات محاطة وتختلف فى حجمها وشكلها وفى الغالب تعطى مظهر « الأنبيات الشبكية » «network of tubules» (أنظر شكل ١ - ٩) . فى بعض أجزاء السيتوبلازم تظهر الحويصلات كحافظات مفلطحة تعرف « بالسسترنات » (أى المستودعات أو الحويصلات) Cisternae (مفردتها Cisterna) . وفى بعض الأحيان تمتلئ تلك الأوعية بالسائل . وبالرغم من محافظتها على مظهرها العام ، إلا أن الشبكة الإندوبلازمية ربما تنحور خلال الإنماء وأيضاً خلال نشاطات معينة للخلية ، وعلى سبيل المثال ، خلال النشاط التمثيلى الخلوى النشط ربما يصاحب العديد من الريبوزومات الشبكة الإندوبلازمية ، وعندما تلتصق الريبوزومات بالشبكة الإندوبلازمية فإنها تكون جزء من الشبكة يعرف بالشبكة الإندوبلازمية الحشنة rough endoplasmic reticulum وفى هذه المصاحبة فإن الريبوزومات تشترك مباشرة فى تمثيل الببتيدات العديدة « البوليبتيدات - أى تمثيل البروتينات » والذى تفرز إلى داخل توجيف الشبكة الإندوبلازمية "Lumen" والذى قد يُطلق عليها اسم « الفراغ الداخلى الحويصى للشبكة الإندوبلازمية » "intercisternal space of ER" . وفى تمثيل الجدار الخلوى فإن بببتيدات عديدة معينة يظهر أنها تنطلق من أسطح الريبوزومات وتتحرك إلى داخل توجيف الشبكة الإندوبلازمية ثم إلى أجهزة جولجى المصاحبة . وفى بعض الأحيان لا تصاحب الريبوزومات الشبكة الإندوبلازمية وعندئذ تسمى « بالشبكة الإندوبلازمية الملساء smooth endoplasmic reticulum » . تلعب تلك الشبكة الملساء دوراً أساسياً هاماً فى

تمثيل وتجميع « الجليكوليبيدات » "glycolipids" (أى المركبات التى تتكون من كحولات وأحماض دهنية وكربوهيدراتية) .



شكل ١ - ٩ : تركيب الشبكة الإندوبلازمية .

وطبقاً للملاحظات العديدة فإن تجويف الشبكة الإندوبلازمية تتصل بالغلاف النووى وتمتد لتصل إلى سطح الخلية (35,38) . وفى الحقيقة فقد وجد البعض أن أغشية من هذا النظام موجودة فى الجدر الابتدائية لبعض الخلايا بل وتمتد إلى الخلايا المتجاورة (36,37,38) . كما أوضح والى Whaley وزملاؤه (36,37) أن اتصال الغشاء النووى مع الشبكة الإندوبلازمية يزيد من سطوح الاتصال بين المكونات النووية وسيتوبلازم الخلية ويعمل كنظام موصل داخل الخلية . كما أن هناك بعض أشرطة الشبكة الإندوبلازمية تمتد من خلية إلى أخرى وهذا يعنى أن هناك إتصال مباشر بين أنوية الخلايا المتجاورة وذلك من خلال الشبكة الإندوبلازمية المتصلة بأغشية الأنوية .

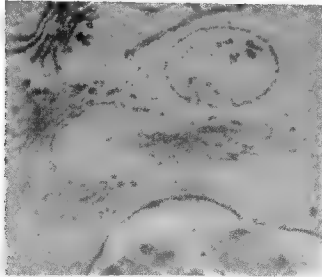
تقسم الشبكة الإندوبلازمية السيتوبلازم إلى حجرات « أجنحة » عديدة وصغيرة . هذا التنظيم « الحَجَرى » للسيتوبلازم قد لاقى عناية خاصة فى السنوات الأخيرة . وداخل هذه الحجرات « أو الشقق » ربما تتراكم إنزيمات معينة ومركبات أيضية معينة أو تخرج منها هذه المركبات - وربما يكون لهذا النظام أهمية خاصة حيوية للخلية . وسوف نرى

فيما بعد على سبيل المثال أن إتمام النظام بمركبات أيضية معينة واستبعاد البعض الآخر يمكنه التحكم في التفاعلات لكي تدخل في اتجاه معين . إلا أن المعلومات المتاحة حالياً في هذا الشأن غير كافية ولذلك فقد عكف العلماء على إجلاء أهمية الشبكة الإندوبلازمية ووظيفتها العامة في الخلية .

أجهزة جولجي Golgi Apparatus

تبدو أجسام جولجي Golgi bodies « أو الذكوزومات » "Dictyosomes" كما تُرى بالميكروسكوب الإلكتروني في القطاع العرضي أنها ذات تركيبين محددين : كومة مكدسة من خمس إلى خمس عشرة من الأغشية المرتبطة المفلطحة والمنبسطة الوعائية (cisternae) ، والعديد من الحويصلات الكروية الصغيرة والتي تظهر كمجموعة حول حواف تلك الأوعية (36,37) (أنظر شكل ١ - ١٠) . كل من أوعية جولجي Golgi cisternae ، والحويصلات vesicles (أو « أجسام جولجي » "Golgi bodies") يُطلق عليها « أجهزة جولجي » "Golgi apparatus" .

أغشية أجسام جولجي تتشابه إلى حد ما مع تلك للشبكة الإندوبلازمية . وفي الحقيقة بعض الامتزاج بين أوعية جولجي والشبكة الإندوبلازمية قد تأخذ طريقها (17) . وقد اقترح الباحثون أيضاً أن الحويصلات المصاحبة لأوعية جولجي تمتاز مع الأوعية الإندوبلازمية أو تندمج مع بعضها لتكوين أوعية الشبكة الإندوبلازمية .



شكل ١ - ١٠ : صورة إلكترونية دقيقة لأجهزة جولجي والحويصلات في خلايا قشرة جنر الفجل .

أجهزة جولجي لم تعزل بحالة نقية حتى الآن ، إلا أن دراسات الصور الإلكترونية تدل على أن هذا النظام من الأغشية يدخل في عمليات الإفراز Secretory Processes ، على وجه الخصوص تحتوى الحويصلات على منشقات « مولدات » الجدار الخلوى (على سبيل المثال عديدات التسكر ، وبروتينات ومركبات كيميائية خلوية أخرى) تمثل أو تترآم في الأوعية ثم تنتقل عند تمام الإنقسام المیتوزى إلى الصفیحة الخلوية أو إلى سطح الخلية أو تندمج بالغشاء البلازمى وترسب مواد الجدار الخلوى على السطح البینى بین الغشاء البلازمى والجدار الخلوى . وعلى ذلك كل من اجسام جولجي والشبكة الإندوبلازمية تلعبان دوراً هاماً فى تكوين الجدار الخلوى .

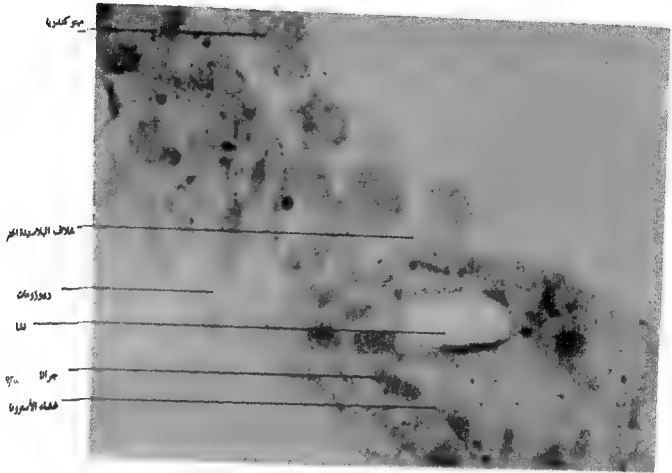
المیتوكوندريا^(١) Mitochondria (مفردھا mitochondrion)

المیتوكوندريا من أكثر العضيات الخلوية التى أجريت علیها دراسات مكثفة هى والنواة والبلاستيدات الخضراء ، وسوف يقتصر حديثنا هنا على تركيب المیتوكوندريا أكثر من وظیفتها التى سنتناولها فيما بعد فى الفصل السادس عشر الذى يتناول التنفس . respiration

والمیتوكوندريا أجسام متعددة الأشكال والصور (many-formed) pleomorphic (أنظر شكل ١ - ١١) محاطة بوحدين غشائيتين ، هذان الغشاءان يضمنان بداخلهما الحشوة الداخلية inner matrix ، وأبعادها حوالى من ٥, إلى ١ ميكرون عرضاً ومن ٣ إلى ٨ ميكرون طولاً . وتبرز العديد من الزوائد (الثنائيات أو الطيات) من الغشاء الداخلى بعمق فى الحشوة ، وبعض هذه الزوائد من الإستطالة بمكان بحيث أنها تعبر كاملة الجسم الداخلى للمیتوكوندريا ، وكما لاحظ العلماء فى المعمل عندما يُشرَّخون المیتوكوندريا المتفرقة ، فظهر تلك الزوائد كما لو كانت متصلة بالغشاء الداخلى المتقابل ، وتسمى تلك الزوائد البارزة للغشاء الداخلى مجتمعة بالكريستا (أى الأزرق البارزة) "cristae" .

وقد أوضح تحليل مكونات المیتوكوندريا وجود الفسفوليبيدات والحمضين النووين DNA ، أو RNA ، وإنزيمات دورة كريس ، ومركبات مختلفة من نواتج التفاعلات الإنزيمية والسيتوكرومات ، ومكونات أخرى لنظام نقل الإلكترون . وفى الحقيقة فقد

(١) نظراً لشيوع هذه الكلمة عربياً فإننا سوف نكتبها میتوكوندريا « للجمع » ، أما للمفرد فإننا سوف نكتبها میتوكوندريه .



شكل ١ - ١١ : صورة إلكترونية دقيقة للميتوكلندريا من نبات (*Festuca arundinacea*) لاحظ مت ميوتوكندرية (مستديرة إلى بيضية الشكل) بين بلاستيدتين خضرايتين . تظهر الكريستا cristae كمناطق واضحة داخل الميتوكلندريا .

مهداة من :

Courtesy of R. Rufner, Massachusetts Agricultural Experiment Station, University of Massachusetts.

حُسيبت أن هناك على الأقل ٢٠٠٠ مجموعة كاملة من إنزيمات دورة كريس لكل ميتوكلندرية واحدة .

تختص الميتوكلندريا بإنتاج الطاقة المستخدمة في الخلية ، ولذلك فعندما تكون الخلية نشطة فإن الميتوكلندريا تكون كثيفة ، ومثال ذلك فإن الخلايا المرستيمية تسود فيها الميتوكلندريا . ما الذي يعنى أن الميتوكلندريا تمد الخلايا بالطاقة اللازمة ؟ عندما تتحلل الدهون والكربوهيدرات في السيتوبلازم فإن المنتجات الناتجة تتأكسد مع تحرر ثاني أكسيد الكربون ، والماء والطاقة ، ففي الميتوكلندريا تخزن الطاقة المنفردة في صورة روابط فسفاتية غنية بالطاقة . وأكثر المركبات أهمية في هذا الشأن يكون الأدينوزين ثلاثي الفسفات (ATP) adenosine triphosphate « أنظر الفصل السادس عشر » ، والميزة

من تخزين الطاقة في هذا المركب ترجع إلى إمكانية انفرادها واستهلاكها بسهولة لكي تدخل في تفاعلات الخلية المستهلكة للطاقة . هذا وسوف نشرح في فصل آخر بالتفصيل تمثيل الـ ATP في كل من الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء والسيتوبلازم .

وبسبب التركيب التنظيمي المعقد الموجود في الميتوكوندريا وبسبب تشابه التنظيم في الميتوكوندريا للعديد من الأنواع ، فإننا نستطيع أن نحزم تقارب العلاقة بين الصورة والوظيفة ، على سبيل المثال فإن الفسفرة التأكسدية تتناقص عند فقد الترابط بين التركيب الغشائي المزدوج . وتفاعلات دورة كربس والتي تحدث في الميتوكوندريا تعتمد على التركيب الغشائي المزدوج (41) ، وعلى الرغم من أن الإنزيمات التي تدخل في هذه التفاعلات يمكن استخلاصها من الحشوة الذائبة ، كما أنه لا بد أن نذكر أن قطع من الميتوكوندريا تستطيع أن تقوم ببعض وليس بكل الأكسدة لدورة كربس (15، 16) وكما سنرى فيما بعد في الفصل السادس عشر فإن الغشاء الداخلي ربما يكون ذا تركيب من طراز خاص لدرجة أنه هام لإنتاج الـ ATP من خلال بما يعرف بالفسفرة التأكسدية oxidative phosphorylation .

كل من الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء يحيطهما غشاء مزدوج وكل منهما ينتج الـ ATP وكلاهما أيضا تحتوي على DNA ، و RNA غير المعقدتين والذي فيه الـ RNA العادة من النوع 70S الريبوزومي المغاير في الأحماض النووية عن تلك الموجودة في أنوية الخلايا والتي تسكن فيها . فعلى سبيل المثال فإن DNA الميتوكوندريا المعزول من فاصوليا منج (Mung beans) ، واللفت ، والبطاطا والبصل يختلف عن DNA النوى المعزول من نفس النبات (32) . وفي الحقيقة فإن كل من الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء لها القدرة على الانقسام وتنمو إلى حد ما دون الاعتماد على النواة . وبالتأكيد فإن الأحماض النووية لها أهمية جوهرية في تخزين ونقل المعلومات في تمثيل البروتينات ، تلك الوظائف اللازمة لوجود تلك الأحماض النووية في الأجسام المنقسمة ذاتياً . وبدون أدنى شك فإن كلا من البلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا لا تستطيع أن تنمو أو تعيش حية بدون الاعتماد على أنوية الخلايا .

البلاستيدات Plastids

البلاستيدات هي أغشية من العضيات الخلوية المميزة للنباتات ، وهي عامة مستديرة أو بيضوية ، أو أجسام قرصية الشكل قطرها من ٤ إلى ٦ ميكرون ويمكن مشاهدتها تحت

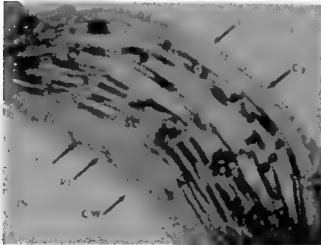
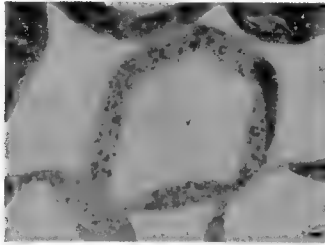
الميكروسكوب الضوئى . وعلى سطحها غشاء مزدوج يُسمى بالغلاف envelope . تحتوى البلاستيدات من الداخل على نظام غشائى وحشوة . تنقسم البلاستيدات إلى : البلاستيدات الأولية ^(١) Proplastids والبلاستيدات عديمة اللون ^(٢) Leucoplasts ، والبلاستيدات النشوية ^(٣) Amyloplasts والبلاستيدات الخضراء ^(٤) Chloroplasts ، أو البلاستيدات الملونة ^(٥) Chromoplasts . والبلاستيدات الأولية تنمو وتكون البلاستيدات أما البلاستيدات عديمة اللون فهي بلاستيدات خالية من الصبغة ، أى لا يوجد بها الكلوروفيل والكاروتينات وتوجد فى خلايا أعضاء معينة فى النبات ، وعندما تلعب البلاستيدات دوراً رئيسياً فى تمثيل النشا ، كما هو الحال فى خلايا درنات البطاطس وأندوسيرم حبوب الذرة فهي تسمى البلاستيدات النشوية amyloplasts ، أما البلاستيدات عديمة اللون leucoplasts التى تنتج البروتينات ، والزيوت ، ومواد أخرى يمكنها أن تتطور وتصبح بلاستيدات خضراء عند تعرضها للضوء .

أما البلاستيدات الملونة chromoplast فهي تلك البلاستيدات التى تحتوى على الصبغات الكاروتينية Carotenoid فقط . ما زالت وظيفة تلك البلاستيدات مبهمه ولكنها مسئولة عن تلون أوراق الخريف والأزهار والثمار ، وأثناء نضج الثمرة أو قشرة الثمرة fruit peel على سبيل المثال فإن كلوروفيل البلاستيدات الخضراء يفقد بينما تتراكم الكاروتينات لتكوين البلاستيدات الملونة ، والمثل المألوف لهذا التحول من البلاستيدات الخضراء إلى البلاستيدات الملونة هو ما يحدث أثناء نمو الثمار اللبية (عُنبات berries) للبطاطم .

وبلاستيدات الخضراء ربما تكون أكثر العضيات الخلوية أهمية نظراً لأنها تعضد الحياة كلها وذلك لوظيفتها فى تجميع الطاقة الضوئية وتحولها إلى طاقة كيميائية (التمثيل الضوئى photosynthesis) . هذا وسوف نشرح بالتفصيل البلاستيدات الخضراء فيما بعد فى التمثيل الضوئى ولكننا سوف نتناول باختصار بعض الإصطلاحات التى تُطلق على تراكيبها (شكل ١ - ١٢) تحاط البلاستيدات الخضراء بغشاء مزدوج double membrane يُطلق عليه الغلاف envelope ، مع تراكيب غشائية وأخرى غير غشائية فى المساحة الداخلية أو « الأستروما » (أى المكون الأساسى غير المتكشَف) «stroma» . ففي البلاستيدات الخضراء توجد تراكيب غشائية متقنة ومنظمة لدرجة أنها قد تبدو

(١) جميعها أسماء ذات مقطعين plast = plasto - أى الصورة أو الشكل Formed أما كلمة pro أى قبل -
Leuco الأبيض الناصع amylo - نشا chloro - الأخضر الضوئى - chromo ملون .

بسيطة كيسية مفلطحة تُسمى « أغشية الأستروما » « stroma lamellae » (أو أغشية الحشوة) . كما توجد أغشية أخرى أكثر تركيزاً في أماكن من البلاستيدات الخضراء وتكون كومات stacks لها الشكل القرصي disklike ، وهي أكياس مفلطحة flattened تُسمى « الثيلاكويدات » « thylakoids » . الجرانات (Grana) الحبيبات ومفردها حبيبة (granum) ما هي إلا تجمع من خمس إلى خمسين من الثيلاكويدات وتظهر « ككومات » « stacks » البقاوة المصغرة جداً « miniature pancakes » وثيلاكويدات الجرانات grana thylakoids في العادة متصلة بأغشية الحشوة .



شكل ١ - ١٢ : صورة إلكترونية دقيقة لخلايا النسيج الوسطى (mesophyll ميزوفيل) (العلوية تكبيرها × ٢٩٠٠) وبلاستيدة خضراء في خلية النسيج الوسطى . الصورة السفلية تكبيرها × ١٤٥٠٠) من أوراق البرسيم الحجازى (Medicago sativa) لاحظ : (C) بلاستيدة خضراء (IS) مسافة بينية (V) فجوة (CW) جدار خلوي (CE) غلاف البلاستيدة الخضراء (Cy) سيوبلازم (G) جرانة (M) ميوكولندريا (PI) الغشاء البلازمي (Pg) الجليولين البلاستيدي (S) الحشوة ، الأستروما ، (SL) غشاء الحشوة (T) الغشاء البلازمي الداخلي ، غشاء الفجوة .

وكما هو الحال في الميتوكوندريا فإن البلاستيدات الخضراء (والبلاستيدات بصفة عامة) تحتوى على DNA, RNA والأخير غالباً ما يظهر مثل «70 S» للدقائق الريبوزومية . وبالتالي كما نتوقع فإن البلاستيدات ربما تنشأ من إنقسام بلاستيدات قائمة فعلاً أو في بعض الأحيان من جسيمات صغيرة تُعرف بالبلاستيدات « الأولية » (proplastids) « أى منشعات البلاستيدات » .

الريبوزومات Ribosomes

توجد الريبوزومات إما بمصاحبة الشبكة الإندوبلازمية أو حرة في السيتوبلازم أو في الميتوكوندريا والبلاستيدات كجزيئات تحت ميكروسكوبية كروية (أنظر شكل ١ - ١١) . والريبوزومات المعزولة من بادرات البسلة يتراوح أقطارها ما بين ١, ٣, ميكرون وتحتوى على ٥٠ إلى ٦٠٪ حمض ريبيونيكليك (RNA) وعلى حوالى ٤٠ إلى ٥٠٪ بروتين ، أى أن الريبوزومات ما هى إلا تجمع للعديد من جزيئات ال RNA والبروتين .

عادة ما يميز علماء الكيمياء الحيوية الريبوزومات على أساس الترسيب تحت الوحدات Subunit Sedimentation Constants والتي يرمز لها بالاختصار (S) . وفى الحقيقة فإنه تحت ظروف تجريبية معينة مثل استخدام تحضيرات منخفضة من المغنسيوم فإن العلماء يمكنهم فصل الريبوزومات إلى تحت وحدات (على سبيل المثال 60S, 40S) ويُطلق على RNA الذى يوجد كمكون للريبوزومات بـ RNA الريبوزومى (rRNA) ، بينما RNA « الشفرى » « Coded » الموجود على سطح الريبوزوم والمشارك فى تمثيل الببتيدات « أو المترجم » « translation » فيطلق عليه RNA « الرسول » « messenger » (ويُكتب مختصراً mRNA) .

عندما تصاحب الريبوزومات الشبكة الإندوبلازمية فإن تلك الشبكة يُطلق عليها إسم الشبكة الإندوبلازمية الخشنة (roughER) . وعندما تخلوا تلك الشبكة من الريبوزومات فإن تلك الشبكة يُطلق عليها إسم الشبكة الإندوبلازمية الناعمة (SmoothER) . توجد الريبوزومات عادة فى مجاميع عنقودية clustered أو تتلاحم على الشكل السبحى like beads عندما ترتبط بـ mRNA ، تلك المجاميع العنقودية أو « عديدات الريبوزومات » « polyribosomes » هى الأماكن النشطة فى تمثيل الببتيدات ، ونادراً إن لم يكن من المستحيل أن تقوم الريبوزومات بمفردها بتخليق البروتين فى الخلايا الحية .

الالتباس بين الريبوزومات والميكروزومات Ribosomes Versus Microsomes

قبل انتشار استخدام الميكروسكوب الإلكتروني تمكن علماء الكيمياء الحيوية من عزل أجزاء خلوية ساعدت في تمثيل الببتيدات في تحضيرات غير خلوية (في المعمل in vitro). وقد أمكن عزل تلك الأجزاء باستخدام السرعات الهائلة للطرد المركزي « الطرد المركزي الفوقى » وقد أطلق على تلك الأجزاء اسم « الميكروزومات » microsomes (أى الجسيمات الدقيقة) ، تلك النشطة في تمثيل الببتيدات .

وفي الحقيقة تلك الجسيمات المسماة بالميكروزومات ما هي إلا خليط ممتزج من جزيئات مجردة غشائية مصاحبة للريبوزومات . تلك من الأمثلة الجيدة للتحريف التركيبي المشوه «structural distortions» الذى يمكن أن ينتج من نمطية (روتينية) الأسلوب العملى في مجال الكيميوحيوية والفزيوحيوية ، ولهذا السبب فإن الباحثين يحتاجون دائماً أن يأخذوا في الحسبان تلك التأثيرات على نباتاتهم التجريبية . وعلى الرغم من ذلك يمكننا إعتبار « الميكروزومات » أنها «إصطلاح» معمل في الدراسات الكيميوحيوية في تمثيل البروتينات ، وليست من العضيات الخلوية . ومن المفيد في تلك التجارب العملية أن يُفهم ضمناً أن الريبوزومات تشترك في تمثيل البروتين .

الفجوات Vacuoles

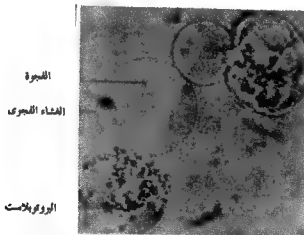
في الخلايا الحديثة الغير ناضجة كتلك التى توجد في المناطق المرستيمية ، فإن الخلية تمتلئ عامة بالسيوبلازم الكثيف . توجد في هذا السيوبلازم عديد من الفجوات الصغيرة المبعثرة تلك التى تظهر تحت الفحص الميكروسكوبى كقطرات صافية ، وبنضج الخلية وكبرها تتلاحم تلك الفجوات الصغيرة لتكون فجوة واحدة كبيرة تتوسط الخلية حيث تحتل في الغالب ٩٠٪ من الحجم الكامل للخلية (أنظر أشكال ١ - ١٢ ، ١٣ - ١) . وعندما تتمركز الفجوة الكبيرة في وسط الخلية فإن السيوبلازم يندفع ملاصقاً لجدار الخلية ويشكل فقط طبقة رقيقة تحيط بالفجوة .

تُحاط الفجوة بغشاء فردى والذي يعرف « بالتونوبلاست tonoplast » (أى الغشاء الفجوى أو الداخلى) ، هذا الغشاء إختياري النفاذية ولكنه يحيط بمحلول به العديد من المواد ، تلك المحتويات الفجوية يطلق عليها مجتمعة « بالعصير الخلوى » « cell sap » . ومن الوظائف الهامة للفجوة ما يأتى : (١) إستمرارية « ضغط الامتلاء » «turgor» pressure الهام للتركيب الدعامى والتحكم في تحرك الماء ، (٢) تخزين المواد الأساسية

اللازمة للنشاط الأيضي الخلوي ، (٣) تراكم كل من : المنتجات الأيضية الخلوية الثانوية ، والمركبات الدفاعية الخلوية ، والمواد السامة ، وعلى ذلك فإن العصير الخلوي يحتوي على تلك المواد كالكسكريات والأحماض العضوية والأملاح المعدنية والغازات والصبغات (الأنثوثيانينات anthocyanins) والقلويدات alkaloids والدهون والزيوت والتانينات tannins وفي بعض الأحيان البلورات (على سبيل المثال أكسالات الكلسيوم) .

وفي العادة فإن العصارة الخلوية حامضية إلا أن pH تلك العصارة ربما يتراوح ما بين ١,٠ حتى ١١,٠ معتمداً على المكونات الموجودة به ، ولهذا السبب فإن العصير الخلوي معقد في الدراسة السيتولوجية والكيموحيوية وذلك لأن المركبات الذائبة في الفجوات وإنخفاض pH تتداخل مع التحليلات الإنزيمية والمنتجات المستخلصة .

والغشاء الفجوي غير المزوج يلعب دوراً هاماً في النشاط الكيمو حيوي للخلايا النباتية . على سبيل المثال تراكم أيونات الهيدروجين وتخزين المركبات السامة ترجح وجود « مضخات » pumps ونظام غشائي حامل والذي يشترك في عبور العديد من المواد المختلفة إلى الفجوة ولكنه ربما لا يسمح بالعبور العكسي من الفجوة إلى السيتوبلازم . وديناميكية نفاذية الغشاء الفجوي هذا من الوظائف الحيوية للخلية النباتية كلها . كما يعرف عن الغشاء الفجوي أيضاً أنه يُطَبَّق على « يتلغ » الجزيئات وحتى العضيات مثل الميتوكوندريا بإبطال البينوسيتوزس pinocytosis عن طريق الهضم التالي بالإنزيمات الفجوية . والأنثوثيانين المجرد في الفجوات المائي الذوبان يوجد لتلوين العديد من الأزهار



شكل ١ - ١٣ : صورة ضوئية توضح إنطلاق الفجوة بالانحدار التدريجي للأزوموزية لبروتوبلاست الدخان .

عن : I.J. Mettler and R.T. Leonard 1979-Plant Physiol. 64:1114

والثمار والخضراوات وأيضاً هو المسئول عن تلون الأوراق في الخريف . وبسبب تحوله في اللون عند الـ pH المختلف فقد استخدم الأنثوثيانين كأول دليل للـ pH (الأس الأيروجيني السالب) في المستخلصات النباتية والحيوانية . وعلى ضوء ذلك فإن الفجوة تعتبر أكثر من كونها مكان مغمور dumping في الخلية حتى أنها تشترك في تكسير وإعادة تكوين المكونات الخلوية .

الأنبيبات الدقيقة Microtubules

الأنبيبات الدقيقة ما هي إلا تراكيب مستطيلة مجوفة لا غشائية قطرها يتراوح ما بين ١٠ إلى ٢٠ نانومتر (nm) وهي تعتبر جزيئات كبيرة مكونة من البروتين والذي يُعرف بألفا بيتا تيبولين α, β -tubulin « هذا الاسم للبروتين مشتق من اسم الأنبيبات ويمكن تسميته عربياً « بالبروتين الأنبيبي » . والأنبيبات الدقيقة تتلاصق مع الكينيتوكروم Kinetochore (السنترومر Centromere) للكروموزومات ، وتوجد مع الخيوط المغزلية spindle fibers خلال الانقسام الميتوزي ومشاركة في انفصال وهجرة الكروموزومات المتأثلة إلى قطبي الخلية في الطور النهائي ، كما تساعد في تكوين الجدار الخلوي بتوجيه النظم السيلولوزية للويقات إلى أماكن ترسيبها (أنظر شكل ١ - ٢) . وتعتبر الأنبيبات الدقيقة تحت تراكيب Substructures للفلاجيلا flagella والسيليلا Cilia (من الهدديات) وفي الخلايا النباتية ذاتية الحركة كذلك للجاميطات نباتات اليابسة الدنيقة أو الطحالب .

الأجسام الدقيقة Microbodies

الجليوكسيسومات Glyoxysomes والبيروكسيسومات Peroxisomes

والإسفيروزومات Sphaerosomes

تلك الأجسام « الجسيمات » ألا وهي الجليوكسيسومات والبيروكسيسومات والأسفيروزومات يطلق عليها الأجسام الدقيقة وهي تراكيب صغيرة (قطرها حوالى ١ إلى ٢ نانومتر) وهي أيضاً تراكيب مكثفة . يحيطها غشاء فردى وهي لا تشابه البلاستيدات الخضراء أو الميتوكوندريا من حيث أنها لا يُشاهد بها أى تركيب غشائى داخلى . إلا أن تلك العضيات غالباً ما تحتوى على بروتينات (Proteinaceous) داخلية كثيفة جداً . توجد الجليوكسيسومات بصفة مبدئية في أنسجة البذور الحاملة للزيت ، حيث يتحول الدهن إلى الكربوهيدرات تلك العملية التى يصاحبها إنزيمات « دورة

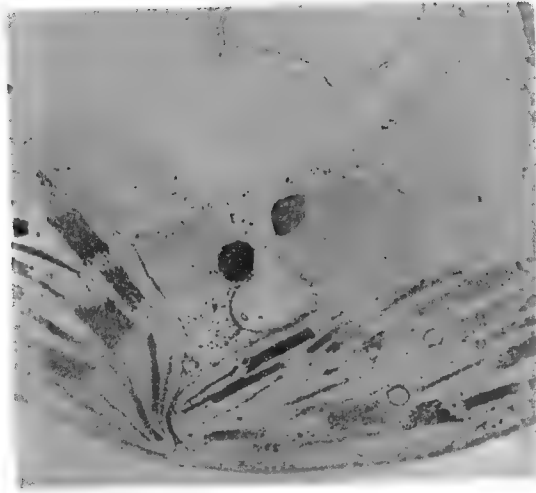
الجليوكسيسيلات « glyoxylate cycle » والإنزيمات المميزة لهذه الدورة هي :

isocitrate lyase, malate synthetase, aconitase, citrate synthetase, glycolate oxidase, malate de hydrogenase and Catalase.

وجميع تلك الإنزيمات توجد في الجليوكسيسومات (14) « الجليوكسيسومات اسم من مقطعين glyoxy وهي الأحرف الأولى من اسم الدورة glyoxylate أما الشق الثاني فهو somes هو يعنى « جسم body » - وإذا شئنا أن نعربها عربياً فيمكن أن نطلق عليها اسم « جسيمات دورة الجليوكسيسيلات » .

أما البيروكسيسومات فهي مشابهة مظهرياً للجليوكسيسومات و تلك الجسيمات تحتوى على عدد من نفس الإنزيمات . والبيروكسيسومات وظيفتها في أيض الجليكولات glycolate المنتجة بواسطة البلاستيدات الخضراء خلال التمثيل الضوئى . وتبين الملاحظات أن البيروكسيسومات تصاحب عملية « التنفس الضوئى » « photorespiration » تلك العملية المميزة « لنباتات ك^٣ ولا تميز نباتات ك^٤ » . وأيضاً مواقع عملية التنفس الضوئى في الخلايا النباتية ترتبط بالأماكن التي يوجد بها عدد مكثف من البيروكسيسومات (شكل ١ - ١٤) (إن شئنا أن نسمى تلك الجسيمات عربياً « بأجسام البيروكس ») .

الإسفروزومات (أى الأجسام الكروية) ما هي إلا جسيمات صغيرة أو جزيئات تحتوى على إنزيمات والتي توجد في سيتوبلازم الخلايا النباتية ، فبالإضافة لوجود إنزيم الهيدرولايز hydrolase فإن تلك الجسيمات تحتوى على إنزيمات تحلل مائى أخرى مثل proteases (إنزيمات تحلل البروتينات) و ribonucleases (إنزيمات تحلل الأحماض النووية) و phosphatases (إنزيمات الفسفة) و esterases (إنزيمات الأسترة) . ويظهر أن وظيفة تلك الجسيمات مبدئياً في الخلية هو تخزين وإنتقال الليبيدات . والأسفروزومات الخلايا النباتية قدتشابه إلى حد ما مع الليزوزومات في الخلايا الحيوانية ، وبالرغم من إحتوائها على عدد من الإنزيمات المتشابهة إلا أن إحتوائها الكلى من الإنزيمات مختلف بوضوح ، وكل من هذين الجسيمين يمكن تميزهما عن الآخر (شكل ١ - ١٥ يوضح الأسفروزومات المعزولة من الفول السودانى) .



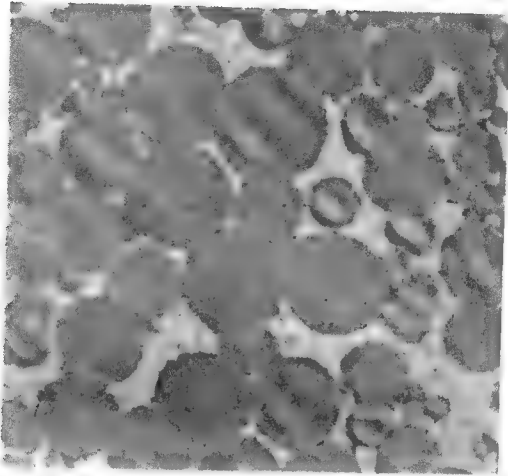
شكل ١ - ١٤ : صورة إلكترونية دقيقة لليوكسيزومات (أجسام دقيقة) في خلايا ورقة الدخان (Nicotiana tabacum) لاحظ اليوكليدات nucleoids (غير معروفة الوظيفة) في الأجسام الدقيقة . التكبير $\times 26000$. أخذت تلك الصورة الدقيقة بواسطة :

S.E. Frederick. Courtesy of E.H. Newcomb, University of Wisconsin .

النواة Nucleus

لقد جذبت النواة إهتمام وفضول آلاف من الباحثين منذ إكتشاف روبرت براون (Robert Brown) لها عام ١٨٣٥ . وكان إهتمام هذا الكم الهائل من الباحثين ينصب على حقيقة دورها المؤثر المتحكم في التوريث والنشاط الخلوى ، فالنواة تتحكم أو تدير تمثيل جميع البروتينات التى تتضمن الإنزيمات التى تساعد على معظم إن لم يكن جميع التفاعلات الأيضية فى الخلية .

والنواة فى الخلية غير الناضجة عبارة عن جسم كروى مطمورة فى سيتوبلازم



شكل ١ - ١٥ : صورة إلكترونية دقيقة للإسفيروزومات المعزولة من الفول السوداني . عن :

L.Y. Yatsu and T.J. Jacks. 1972. Plant Physiol. 49:937-943. Print Courtesy of the Southern Regional

• Research Center, USDA.

الخلية . وفي الخلية النباتية الناضجة تسكن النواة بصفة عامة إحدى جوانب الخلية حيث تدفع إلى جوار الجدار الخلوى بتأثير التكوين الفجوى . وقطر النواة بصفة عامة حوالى ٥ إلى ١٠ ميكرون وتظهر كما لو كانت مفلطحة قليلاً تحت هذه الظروف .

وتحاط النواة بغشاء مزدوج يعرف « بالغلاف النووى » « nuclear envelope » والدراسات بالميكروسكوب الإلكتروني قد أوضحت صورتين هامتين جداً فى تركيب الغلاف النووى حيث أن هذا الغلاف مستمر مع الشبكة الإندوبلازمية كما أن الغلاف النووى يحتوى على مسام (ثقبوب) pores فى تركيبه (شكل ١ - ١٦) . ويظهر إتصال مباشر بين السيتوبلازم والعصير النووى (البلازم النووى nucleoplasm) .

والعصير النووي يتكون من طورين أحدهما تركيبى والآخر لا تركيبى . والطور التركيبى شبكى الشكل من خيوط تُسمى « بالكروماتين » « Chromatin » « أى المركب الملون أو الصبغى » والذى يتكون من DNA والبروتينات . هذا الطور من البلازم النووي يظهر إما على شكل شبكى أو على شكل كروموزومات Chromosomes^(١) محددة . ويعتمد ذلك على كون الخلية فى حالة إنقسام من عدمه . والطور غير التركيبى للبلازم النووي يظهر كمواحد حبيبية وعادة ما يُطلق عليه « العصير النووي » « nuclear sap » . توجد كميات جوهرية أساسية من DNA و RNA والليبيدات والفسفوليبيدات وبروتينات معينة من الهستونات Hestones^(٢) فى الأنوية nuclei بالإضافة إلى العديد من الإنزيمات المحللة hydrolytic مثل الـ Ribonuclease ، و Dipeptidase و Phosphatase .

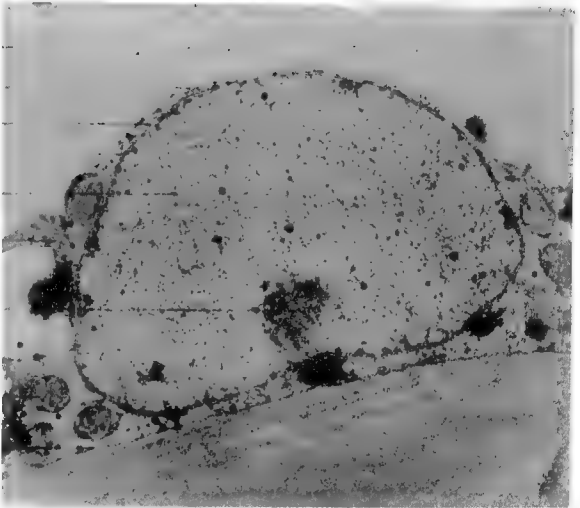
فى الطور التمهيدى لانقسام الخلايا تحتوى النواة على واحداً أو أكثر من النويات nucleoli (مفردتها nucleolus أى نوية) ، وهذا العدد يتوقف على النوع النباتى . على سبيل المثال فإن نواة خلية البصل تحتوى بصفة عامة على أربع أنوية . تلك النويات تصبح واضحة فى الطور النهائى للإنقسام الميتوزى كنتيجة لنشاط « التنظيم الخلوى » « nucleolar organization » . والنويات توجد فى الأنوية غير المنقسمة ولكنها تختفى خلال الانقسام الميتوزى .

والتحليل الكيميائى للنواة يوضح أنها تحتوى بصفة أساسية على تحت وحدات من RNA الريبوزومى (rRNA) والبروتينات والـ RNA النووي من أصل كروماتينى (8) وفى الحقيقة فإن المنطقة من DNA المحتوية على تتابع المعلومات الجينية تُمثل rRNA ما هي إلا تنظيم نووى . ومن المفيد أن نعلم أيضاً أن تمثيل RNA النووي يذهب أولاً إلى الريبوزومات . ولم تتجمع بعد تلك المعلومات الكافية عن غشاء النوية إلا أنه يلاحظ به مناطق كثيفة ومناطق ليفية .

(١) كلمة من شقين تعنى الأجسام الملونة أو الصبغة وقد تعرف عريباً باسم الصبغيات

(٢) الهستونات عبارة عن بروتينات بسيطة تلدوب فى الماء وقد ترتبط مع الأحماض النووية

المغبرة
المغشاء المصوري
الغلاف النووي
قلب
كروماتين
ريبوزوم
نوية
ميتوكوندريا
المغشاء البلازمي



شكل ٩ - ١٦ : صورة إلكترونية دقيقة للنواة من قشرة ثمار الكلاموندين . Calamondin

K.B.Evensen, The Pennsylvania State University.

مهداة من :

أسئلة :

- ١ - ١ ما هو الفرق الخلوى الواضح بين الكائنات أولية الخلية prokaryotic والكائنات راقية الخلية eukaryotic ؟
- ٢ - ١ عدد أجزاء الخلية النباتية النقطية "typical" ، ابتداء من السطح الخارجى لها ، ثم أذكر بعض أنواع الخلايا النباتية التى لا تتضمن واحداً أو أكثر من مظاهر تلك الخلية النقطية .
- ٣ - ١ عدد بعض الوظائف المحتملة والمعروفة للمكونات الخلوية التى أشرت إليها فى إجابتك للسؤالين ١ - ٢ .
- ٤ - ١ أذكر أسماء المركبات الكيميائية التى يمكن أن تدخل فى تكوين جدار الخلية .
- ٥ - ١ ما هى أهمية بكتات الكلسيوم والمغنسيوم فى النباتات العديدة الخلايا ؟
- ٦ - ١ إشرح كيف يتكون كل من الصفيحة الوسطى والجدار الخلوى وما هى الخواص الوظيفية لكل منها ؟
- ٧ - ١ إشرح التغيرات التركيبية للجدار الابتدائى التى لها دور أساسى فى إستطالة الخلية .
- ٨ - ١ أذكر التراكمات المرتبطة بعملية الإنتقال بين الخلايا الحية النباتية ، من أى المواد تتكون كل من هذه التراكمات ، وأى وجه يمكن أن ننظر إلى الخلية لكى نلاحظها ؟
- ٩ - ١ إشرح الأحداث التى تشمل تكوين الجدار الثانوى وما هى الوظائف الهامة لهذا الجدار ؟
- ١٠ - ١ ما هو النموذج « الموديل » الأكثر قبولاً اليوم لشرح التركيب الغشائى ؟ وما هى نسبة العضيات فى الخلية النباتية « النقطية » التى تعتقد أنها تحوى على الأغشية ؟
- ١١ - ١ يقال أن الأغشية مهمة فيما يخص بتنظيم تقسيم الخلية إلى حجرات . ما الذى تعتقده من هذا الإصطلاح وما هى أهمية ذلك وظيفياً للخلايا النباتية ؟
- ١٢ - ١ إشرح الإصطلاحات التالية : الشبكة الإندوبلازمية الخشنة والناعمة ، السسترنات ، الحويصلة vesicle ، الكريستا crista ، صفائح الإستروما ، الجرانة granum ، الثيلاكويد ، البلاستيدات الأولية ، الريبوزومات العديدة ، الغشاء البلازمى الفجوى ، الغلاف النووى ، الكروماتين ، الكروموزوم ؟
- ١٣ - ١ أذكر الأنواع المختلفة للبلاستيدات التى من المحتمل وجودها فى الخلية النباتية ثم أذكر وظائف كل منها .
- ١٤ - ١ إشرح لماذا توجد صعوبات أمام الأبحاث الكيميوحيوية بسبب وجود الفجوات ؟
- ١٥ - ١ ما هو التركيب وما هى الصورة الكيميائية التى توجد فى الأجسام الدقيقة فى الخلايا النباتية بصفة عامة ؟ وكيف هم يختلفون ؟

- ١ - ١٦ يرجع من الصور السيولوجية للخلايا النباتية خاصة تلك التي تحدث في السيتوبلازم وعلى البسطوح الخلوية أن لها تأثير ومن المرجح أنها تنظم النشاط النووي . ماهى تلك الصور ؟ ماهى بعض تلك الأنشطة للسيتوبلازم والتي يمكن أن تخدم في تنظيم النشاط النووي ؟
- ١ - ١٧ بعد قراءة (ملحق أ) إشرح الاصطلاحين « الحبة لوسط الإنتشار » "lyophilic" والكراهة لوسط الإنتشار lyophobic . كيف تختلف الغرويات عن كل من امحاليل والمعلقات ؟
- ١ - ١٨ ماهى بعض الخواص الغروية ؟ وماهو دورها الذى تلعبه في الخلايا الحية ؟
- ١ - ١٩ ماهى المكونات الرئيسية للخلايا النباتية التى تدخل في تكوين غروى البروتوبلازم ؟ وكيف يترسب هذا الغروى ؟

قراءات مقترحة

- Albersheim, P. 1975. The wall of growing plant cells. *Sci. Amer.* 232(4):80-95.
- Beevers, H. 1979. Microbodies in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:159-193.
- Esau, K. 1977. *The Anatomy of Seed Plants*, 2nd ed. New York: Wiley.
- Galun, E. 1981. Plant protoplasts as physiological tools. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:237-266.
- Gunning, B.E.S., and A.R. Hardham. 1982. Microtubules. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:651-698.
- Haupt, W. 1982. Light-mediated movement of chloroplasts. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:205-233.
- Kirk, I., and B.E. Juniper. 1965. The ultrastructure of the chromoplasts of different color varieties of *Capsicum*. In T.W. Goodwin, ed., *Biochemistry of Chloroplasts*. New York: Academic Press.
- Ledbetter, M.C., and K.R. Porter. 1970. *Introduction to the Fine Structure of Plant Cells*. New York: Springer-Verlag.
- Lott, J.N.A., with J.T. Darley. 1976. *A Scanning Electron Microscope Study of Green Plants*. St. Louis, Mo.: Mosby.
- McGilvery, R.W. 1979. *Biochemistry: A Functional Approach*. Philadelphia: Saunders.
- Metzler, D.E. 1977. *Biochemistry*. New York: Academic Press.
- Possingham, J.V. 1980. Plastid replication and development in the life cycle of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:113-129.
- Preston, R.D. 1979. Polysaccharide conformation and cell wall function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:55-78.
- Swanson, C.P., and P.L. Webster. 1977. *The Cell*, 4th ed. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
- Thompson, W.W., and J.M. Whatley. 1980. Development of Nongreen Plastids. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:375-394.



الانتشار والإزموزية والتشرب

Diffusion, Osmosis, and Imbibition



الرى بالرش الرأسى الدائم لحدائق مواخ فلوريدا •
مهداة من

USDA—Soil Conservation Service.



العمليات التى سنتناولها الآن من العمليات الهامة للمحافظة على حياة النبات - أى على تكاثره وبقائه . فى الحقيقة فإن إنتشار الغازات والماء والمغذيات بين النبات وبين الجو الخارجى المحيط به وبين الخلايا كل ذلك له تأثير جوهري على جميع العمليات الكميوحوية فى النبات التى تتحكم فى مدى مقدار ودرجة الانتشار تلك التحولات فى الطاقة والتى تخضع لقوانين ديناميكية الحرارة ، هذا العلم الذى يتناول تحولات الطاقة فى العمليات الكيميائية والفيزيكية . وفى هذا الفصل سنتناول الاحتياجات للطاقة وتحولاتها تلك الأسس الجوهريّة الهامة لقواعد عملية الانتشار فى الكائنات الحية .

القوانين الثلاثة للديناميكية الحرارية Three Laws of the Thermodynamics

ينص القانون الأول إلى أن الطاقة يمكنها أن تتحول من صورة إلى أخرى كما ينص هذا القانون أيضاً على أن القيام بالشغل يتم بواسطة الكمية المتاحة من الطاقة ولكنه لا يمدنا بأى معلومات عن عملية الشغل نفسها . أما القانون الثانى للديناميكية الحرارية فيشير إلى أن الحرارة لا تتحول إلى شغل بدون ترك تحول يخل ببعض أجزاء النظام ، وبالأستعانة بالقانون الثانى هذا يمكننا التنبؤ بإمكانية حدوث العمل تلقائياً أى دون أن يمد بطاقة من مصدر خارجى . عند هذه النقطة لا بد أن ننوه إلى أهمية الديناميكية الحرارية فيما يختص بالعمليات الحيوية اللازمة لحياة النبات ، وعموماً لن نتعمق فى شرح هذه القوانين رياضياً فى هذا الكتاب .

يمكننا ببساطة تحديد والتنبؤ بإمكانية حدوث عمليات معينة تلقائياً ، على سبيل المثال تفكك زنبرك الساعة الملفوف ، وانسياب المياه إلى أسفل ، وتمدد الغازات فى الحجم ، وذوبان السكر فى الماء ، كل هذه العمليات تتم تلقائياً . ومن أمثلة تلك العمليات التى تتم تلقائياً فى النبات دون أن نلاحظ بالعين المجردة ، حركة الماء من خلية إلى أخرى ولانتقال الماء إلى أعلى النبات ضد الجاذبية الأرضية . عموماً فإن فهم القانون الثانى من قوانين الديناميكية الحرارية يساعدنا كثيراً فى دراسة طبيعة حدوث أى عملية وعلى الأخص التنبؤ بمجهد حدوث العملية .

يوضح القانون الثانى أن العمليات التلقائية تحتاج فى البداية إلى مستوى إبتدائى من الطاقة مرتفع نسبياً عنه فى مراحلها النهائية . ولتوضيح ذلك ببساطة يمكننا القول بأن التفاعلات التلقائية تتم من خلال تدرج فى الطاقة . وكذلك يمكن لتلك التفاعلات القيام بشغل بواسطة الطاقة المنفردة خلال حدوثها - ولا تتم هذه التفاعلات عكسياً إلا فى

حالة إمداد النظام بكميات من الطاقة خارجية . وكلما تقدم التفاعل التلقائي يحدث نقص في قدرة إحداث العمل والتحول يزداد في اتجاه عشوائية النظام أى الحالة الغير منظمة ، أى أن الجزئيات أقل تنظيماً وجهد الطاقة يتناقص والعملية تسير ببطء أو تتوقف تماماً . ويمكننا تعريف هذه الزيادة في عشوائية النظام بالإنتروى entropy والذي يقصد به أيضاً الفقد في سعة الجهد لإنجاز شغل ، وعندما يصل الإنتروى إلى أعلى مستوى لعمل ما فإنه يقال أن العملية قد وصلت إلى حالة الاتزان .

يشير القانون الثالث من قوانين الديناميكية الحرارية إلى أن التغير المطلق في الإنتروى لمعظم المواد يساوى الصفر عند درجة الصفر المطلق (-١٨ , ٢٧٣° م) . في العمليات الفسيولوجية الخاصة بالنبات لا يُهتم بتقدير الإنتروى والطاقة في صورة قيم مطلقة . ولتقييم وفهم معظم العمليات الحيوية يعتمد العلماء على معرفة القيم النسبية للطاقة والإنتروى في بداية ونهاية التفاعلات الكيميائية والفيزيكية . وفي هذا الخصوص يشير تعبير الطاقة الحرة Gibbs free energy (G) إلى كمية الطاقة المتاحة لإحداث عمل وهي كما نعتقد مشتقة من العلاقة بين العديد من العوامل - الإنتروى (S) درجة الحرارة المطلقة absolute temperature (T) والطاقة الداخلية الكلية total internal energy (E) والضغط pressure (P) والحجم Volume (V) كما هو موضح في المعادلة التالية :

$$G = E + PV - TS$$

حيث : E = الطاقة الداخلية (محصلة الطاقة الذاتية الإلكترونية والنوية والدورانية والتذبذبية والإنتقالية)

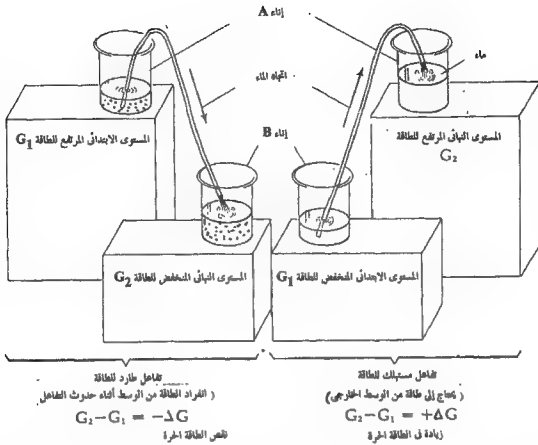
P = الضغط في الجو أو البار (Pars) .

V = الحجم باللتر .

T = درجة الحرارة المطلقة (١٨ , ٢٧٣° م +) .

S = الإنتروى « أو التشتت » .

وبالرغم من أننا لا نستطيع حساب القيم المطلقة للطاقة الحرة Gibbs free energy والإنتروى « التشتت » إلا أنه غالباً ما يتم دراسة أى تفاعل على أساس التغيرات النسبية في الطاقة الحرة حيث ΔG تساوى الفرق بين الطاقة الحرة الداخلة والناجمة ($\Delta G = G_2 - G_1$) . ولتوضيح ذلك يمكن تتبع حركة إنسياب الماء إلى أسفل وإلى أعلى خلال « المص » « السيفون » (شكل ٢ - ١) .



شكل ٢ - ١ : التعبير في الطاقة كما يعبر عنها في إنسياب الماء من المسوى العالى والمنخفض في الطاقة خلال السيفون Siphon « المص »

شكل ٢ - ١ : التعبير في الطاقة كما يعبر عنها في إنسياب الماء من المسوى العالى والمنخفض في الطاقة خلال السيفون Siphon « المص »

إنسياب الماء إلى أسفل خلال السيفون يعتبر عمل طارد للطاقة حيث أن قوة إنسياب الماء إلى أسفل يمكن الاستفادة بها في إحداث شغل وبعبارة أخرى حدث إنتقال للطاقة من مستوى مرتفع للطاقة (G_1) إلى مستوى أقل من الطاقة (G_2) أى يحدث خلال تلك العملية فقد في الطاقة الحرة . وعلى ذلك فإن إنسياب الماء إلى أسفل خلال هذا النظام يمكن أن يعبر عنه $G_2 - G_1 = -\Delta G$ والعلامة - (السالبة) تعنى إنطلاق الطاقة الحرة « أى تفاعل طارد للطاقة » « exergonic reaction » خلال هذه العملية التلقائية « حركة الماء من الإناء العلوى A إلى الإناء السفلى B » .

وفي الحالة العكسية أى دفع الماء من الإناء السفلى B « أى G_1 الآن » إلى الوعاء العلوى (A) « أى G_2 الآن » فإن هذه العملية إذا أُريد لها أن تتم فإنها تحتاج إلى طاقة أى أن $G_2 - G_1 = +\Delta G$ (وتعبّر الإشارة الموجبة (+) عن تلك الطاقة اللازمة لإتمام العملية [أى تفاعل مستهلك للطاقة » « endergonic reaction »] وحيث لا تحدث

هذه العملية تلقائياً . وفي النظم الحيوية يُلاحظ حدوث ظاهرة إزدواج التفاعلات حيث يتم تفاعل مستهلك للطاقة بالاستفادة بالطاقة المنفردة من تفاعل طارد للطاقة ، أى تتم عمليات التخليق الحيوى لمركب على حساب تمثيل مركب آخر (راجع الأبواب الخاصة بعملية التمثيل الضوئى والتنفس) .

أنواع الطاقة Types of Energy

يمكن تقسيم الطاقة إلى طاقة إلكترونية electronic ونووية nuclear ودائرية محورية rotational وتذبذبية vibrational وانتقالية translational . ويمكن تحديد طاقة الإلكترون عن طريق معرفة حركته فى غلاف الطاقة الخاص به حول نواة ذرة ما . وتحدث إثارة الإلكترون نتيجة لامتصاص النرة للطاقة من مصدر خارجي مما يؤدي إما لانتقال الإلكترون من مستوى الطاقة الخاص به إلى مستوى طاقة أعلى مع حدوث تغير فى حركته المغزلية ، أو حدوث تغير فى حركة الإلكترون المغزلية دون إنتقاله إلى مستوى طاقة آخر ، وغالباً ما تنتقل الإلكترونات إلى مستوى طاقة أعلى ويصاحب ذلك تغير فى طاقتي الدوران والتذبذب .

وعلى الرغم من أن عملية إثارة الإلكترون لا تتم على درجات الحرارة المثلى لحياة الكائنات الحية ، إلا أنه يمكن ملاحظة ذلك أثناء عملية التمثيل الضوئى حيث إثارة للصبغات النباتية بواسطة الضوء ، حيث تُعتبر عملية إثارة الكلوروفيل أولى خطوات تحويل الطاقة الضوئية خلال سلسلة من التفاعلات إلى طاقة كيميائية . وعموماً لا تعتبر عملية التمثيل الضوئى هى العملية الوحيدة التى يحدث بها هذا اللون من الطاقة بإثارة الصبغات ولكنها المثل الواضح فى هذا اللون|من الطاقة . ومما هو جدير بالملاحظة أن الصبغات المثارة تعود مرة أخرى إلى حالة الثبات|أودلك نتيجة عودة الإلكترونات إلى مستوى الطاقة الأصلية مع خروج كمية من الطاقة يُستفاد بها وكمية أخرى ربما تنطلق ولا يُستفاد بها وتخرج على صورة ضوء .

الطاقة النووية ، وهى تعتمد أساساً على حالة أنوية الذرات وهى قليلة الأهمية بالنسبة لدراسة التفاعلات الطبيعية والكيميائية الخاصة بالنبات إلا فى مجالات معينة محددة عند استخدام النظائر المشعة فى تلك الدراسات . أما فيما يخص بالجزيئات العضوية فإن الطاقة الدورانية rotational energy (تحرك الذرات حول بعضها البعض) وطاقة التذبذب vibrational energy (حركة الذرات مقتربة أو مبتعدة عن بعضها البعض) هما

من الطاقات الهامة ومن مميزات الجزيئات التي تحتوى على اثنين أو أكثر من الذرات والتي تشمل تحرك الذرات فى الجزيئات وعلاقتها ببعضها البعض .

الطاقة الانتقالية الكينيتيكية « الوضعية » Translational Kinetic Energy

تعتمد عملية الانتشار فى النباتات أساساً على الطاقة الوضعية الانتقالية ، حيث أنها القوة المسؤولة على تحرك الجزيئات فى إتجاه خط مستقيم سواء كانت جزيئات الغازات أو السوائل أو المحاليل .

عند درجة حرارة أعلى من درجة الصفر المطلق ($^{\circ}\text{K}$ or -273.18°C) توجد مكونات أى مادة فى حركة دائبة ، وذلك لإحتوائها على كمية معينة من الطاقة الذاتية الحركية ، وهذه الحركة عشوائية حيث تتحرك الجزيئات أو الذرات فى جميع الإتجاهات وفى حالات عديدة تصادم مع بعضها البعض . ولنأخذ مثلاً لذلك الهواء الذى نتنفسه وهو أساساً خليط من جزيئات النتروجين والأوكسجين وثانى أكسيد الكربون ، هذه الجزيئات فى حركة دائبة عشوائية وتتصادم مع بعضها البعض مما يؤدى إلى تجانس هذا الخليط من الجزيئات . وجزيئات النتروجين أكثر سيادة فى هذا المخلوط الغازى عن جزيئات الأوكسجين أما جزيئات ثانى أكسيد الكربون فهى نادرة جداً حيث لا تكون إلا ٠,٣ ٪ من هذا الخليط . وهذه الجزيئات تختلط ببعضها البعض فى صورة متجانسة فى الغلاف الجوى

وعند فتح زجاجة من العطر ، فإنه يلاحظ تبخر جزيئات العطر من سطح السائل وانتشارها فى الهواء المحيط وفى النهاية يحدث مخلوط متجانس من مكونات الهواء والعطر وجزيئات العطر يمكنها الإنتشار نتيجة لإحتوائها أيضاً على طاقة حركية ذاتية . وعندما تتم عملية إنتشار جزيئات العطر واختلاطها بجزيئات الهواء الجوى فإن نظاماً ديناميكياً جديداً يتكون من الجزيئات المتحركة لكل من النتروجين والأوكسجين وثانى أكسيد الكربون والعطر ، ويُطلق على عملية توزيع جزيئات العطر فى الجو بعملية الانتشار . وتحدث عملية الانتشار تلقائياً فى النبات وهى مهمة لحركة المركبات العديدة داخل النبات ولذلك فسوف نتناولها من عدة وجوه .

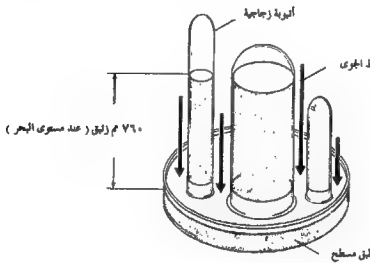
الانتشار Diffusion

قد عُرف الانتشار بواسطة دارسى علم النبات الأوائل على أنه صافى حركة المركب

من منطقة تحتوى على تركيز مرتفع من المركب إلى منطقة أخرى تحتوى على تركيز منخفض منه وذلك نتيجة الحركة العشوائية الانتقالية للجزيئات أو الأيونات أو الذرات بفعل الطاقة الحركية الذاتية التى تحتويها . وبالرغم من أن هذا التعريف كاف لإمدادنا بالمعلومات الأولية عن الانتشار إلا أنه قاصر في التعبير عن القياس الحقيقى لاحتياجات عملية الانتشار من الطاقة . وسوف نتناول ضغط الغاز .

الضغط الغازى Gas Pressure

من أهم الطرق المستخدمة لإثبات وجود ضغط للغازات وفي نفس الوقت تقدير هذا الضغط هو جهاز الباروميتر barometer الذى يقيس الضغط الجوى . وتعتمد فكرته على أنه لو مُلئت أنبوبة بمعدن الزئبق ثم غُمس طرفها المفتوح في حوض زجاجى مسطح يحتوى على الزئبق أيضاً فإنه يُلاحظ إنخفاض مستوى الزئبق في الأنبوبة حتى يصل إلى ارتفاع معين (شكل ٢ - ٢) . عند مستوى سطح البحر فإن إرتفاع الزئبق في الأنبوبة يصل إلى ٧٦٠ مم ، وبعبارة أخرى فإن وزن الغاز (الهواء) فوق سطح الزئبق في الحوض شكل ٢ - ٢ تكفى لدفع الزئبق في الأنبوبة إلى إرتفاع ٧٦٠ مم . ومتوسط ضغط الهواء عند مستوى سطح البحر يُعرف « بالضغط الجوى القياسى » « Standard atmospheric pressure » ويقدر بـ ٧٦٠ مم من الزئبق أو بواحد ضغط جوى .



شكل ٢ - ٢ : متوسط ارتفاع عمود الزئبق في الباروميتر ٧٦٠ مم عند مستوى البحر ويُلاحظ أن ارتفاع العمود لا يتوقف على قطر الأنبوبة الزجاجية . والأنبوبة التى تقع على اليمين قصيرة لدرجة لا تسمح بانخفاض سطح الزئبق .

ويمكن الإستدلال على وجود الضغط عن طريق نفخ بالونة بالهواء (يلاحظ أن الأوكسجين والتروجين هما المكونان الأساسيان للهواء) مما يتبعه زيادة تركيز جزيئات مكونات الهواء وبالتالي زيادة الضغط على جدار البالونة مما يؤدي إلى إنتفاخها . والضغط الناشئ عن وجود غاز في وعاء مغلق عبارة عن محصلة مجموع الضغوط الناشئة عن الاصطدام التلقائي العشوائي للعدد الكبير من الجزيئات بجدار الوعاء . وإذا أحدثنا زيادة في تركيز الغاز في الوعاء فهذا يعني أن أعداد إضافية من جزيئات الغاز سوف تصطدم بجدار الوعاء في وحدة الزمن وبالتالي تؤدي إلى زيادة الضغط بما يتبعه من تمدد لجدار الوعاء (البالونة) وذلك لمقابلة الزيادة في الضغط ، وهذا مثال واضح للدلالة على الضغط الناشئ عن الغاز .

عند الضغط ودرجات الحرارة العادية يلاحظ أن جزيئات الغاز بعيدة نسبياً عن بعضها مما يؤدي إلى أن عدد مرات التصادم التي تتخلل عملية الانتشار تكون محدودة لدرجة ما . ولهذا الحقيقة أهمية خاصة وذلك إذا أخذنا في الاعتبار المدى الذي يمكن أن ينضغط إليه الغاز . فالهواء الجوي الذي يملأ حيز الغرفة على سبيل المثال يمكن ضغطه بحيث يصل حجمه إلى ملء أنبوبة اختبار فقط ويستمر في الحالة الغازية على الرغم من ذلك . وعموماً فإن عملية انضغاط الغاز تؤدي إلى زيادة الطاقة الحرة لجزيئات الغاز وبالتالي زيادة فرص تصادمها ببعض وبجدار الوعاء وفي النهاية يزداد الضغط .

عند اندفاع الغاز المضغوط داخل الوعاء فجائياً يؤدي إلى عملية انتشاره سريعاً في الوسط الخارجي ، والمرء الذي لا يعتقد في أهمية الطاقة في عملية الانتشار عليه فقط ملاحظة ماذا يحدث عندما يملأ بالونة بالهواء وترك الهواء لكي يندفع فجأة من البالونة . ففوة خروج جزيئات الهواء من البالونة يمكن وصفها على أنها ضغط الانتشار diffusion pressure . وعلى الرغم من أن هذا التعبير يعتبر ملائماً لوصف درجة نشاط « ضغط » الغاز أو السائل أو المذاب solute المنتشر ، إلا أن علماء فسيولوجيا النبات لا يستعملون هذا الاصطلاح بصورة شائعة .

الجهد الكيميائي Chemical Potential

من وجهة نظر الطاقة الحرة Gibbs free energy يمكننا القول أن انتشار الغاز الخارج من البالونة يعتمد على الفرق بين الطاقة الحرة للغاز داخل البالونة (G_1) والطاقة الحرة للغاز خارجها (G_2) . وبعبارة أخرى هذا التفاعل التلقائي ($G_2 - G_1 = -\Delta G$) يحدث من

خلال التدرج في الطاقة (طاقة عالية تتدرج إلى طاقة منخفضة) . وعلى كل حال بدلاً من استخدام الطاقة الحرة يمكننا استخدام التعبير « الجهد الكيميائي » $\text{chemical potential}$ ، هذا الجهد الكيميائي هو كمية الطاقة الحرة لكل واحد جرام وزن جزيئي للمادة وهي في المثال السابق الغاز . ومعنى ذلك أننا نسبنا الطاقة الحرة إلى كمية معلومة من المادة .

من خلال مناقشتنا للطاقة يمكننا تعريف الانتشار بأنه عبارة عن محصلة حركة أى مادة من وسط يحتوى على جهد كيميائي عالى إلى وسط آخر ذى جهد كيميائي أقل وهذا يرجع إلى العشوائية random والطاقة الحركية الذاتية الوضعية للجزيئات والأيونات والذرات . واتجاه الانتشار لمادة ما يتحدد كلية تبعاً للاختلاف في الجهد الكيميائي لتلك المادة وهو مستقل عن انتشار المواد الأخرى .

ولتوضيح هذه النقطة فسوف نستخدم مرة أخرى مثال البالونة فلو فرضنا أننا ملأنا البالونة بغاز النتروجين لنتج عن ذلك زيادة الجهد الكيميائي لجزيئات النتروجين المحبوس داخل الجدار المطاط للبالونة والذي لا يسمح نسبياً للنتروجين بالنفاذ من خلاله . فإذا فرضنا أن ثنائي أكسيد الكربون يمكنه النفاذ خلال مسام الغشاء المطاط للبالونة وأنها وضعت البالونة الممتلئة بالنتروجين في الهواء الجوى فإن ثنائي أكسيد الكربون في الهواء الجوى سوف ينتشر وينفذ خلال مسام جدار البالونة وسوف يستمر ذلك حتى الوصول إلى حالة اتزان بين تركيز ثنائي أكسيد الكربون في الهواء الجوى وداخل البالونة . ويمكن تفسير انتشار ثنائي أكسيد الكربون إلى داخل البالونة على أساس أن جهده الكيميائي في الهواء الجوى مرتفع بالنسبة لجهده الكيميائي داخل البالونة (جهد CO_2 داخل البالونة يساوى صفر) . ويلاحظ أن انتشار CO_2 إلى داخل البالونة يتم على الرغم من أن الجهد الكيميائي للنتروجين المحبوس داخل البالونة مرتفع بالمقارنة بالجهد الكيميائي لثنائي أكسيد الكربون الموجود في الهواء الجوى .

وظاهرة استقلالية انتشار كل مادة على حدة وعدم تأثرها بانتشار المواد الأخرى لها أهميتها الكبيرة بالنسبة للنبات وسيتم توضيح ذلك في الأبواب التالية من هذا الكتاب . وبناء على ما سبق ذكره من أن الانتشار يعتمد أساساً على تدرج انحدار الجهد الكيميائي (الطاقة) يمكننا تصور أنه يحدث أثناء أى تفاعل تغير تدريجي في درجة ميل أو انحدار الطاقة حتى تصل إلى أقل ما يمكن « يزداد التشتت - أى الإنتروبي » كلما تقدمت هذه العملية (أنظر شكل ٢ - ١) وفي النهاية يتوقف الانتشار كلية نتيجة عدم وجود فرق

في الجهد ويقال إن الانتشار وصل إلى حالة الاتزان ($\Delta G = G_2 - G_1 = 0$) . يجب ملاحظة أن أى عامل يؤثر على التدرج في الجهد الكيميائي سوف يؤثر بالتالى على عملية الانتشار .

العوامل المؤثرة على معدل انتشار الغازات

Factors Affecting Rate of Diffusion of Gases

درجة الحرارة : يزداد معدل انتشار الغازات بزيادة درجات الحرارة ، حيث تؤدي أى زيادة في درجة الحرارة إلى زيادة الطاقة الحركية (الجهد الكيميائي) لجزيئات الغاز . وبمعنى آخر أى زيادة في درجة الحرارة يصاحبها زيادة في سرعة حركة جزيئات الغاز .

ويُقاس تأثير درجة الحرارة على التفاعلات الفيزيائية أو الكيميائية بواسطة ما يسمى **بمعامل الحرارة** Q_{10} temperature coefficient or ، ويقصد بمعامل الحرارة (Q_{10}) على أنه النسبة بين معدل سرعة التفاعل على درجة حرارة معينة ومعدل سرعة ذلك التفاعل على درجة حرارة أقل من السابقة بعشر درجات . ($V_T/V_{T-10^\circ C}$) . والمعادلة التالية تُستخدم في حساب قيمة Q_{10} بالنسبة للتفاعلات الحيوية .

$$\log Q_{10} = \left(\frac{10}{T_2 - T_1} \right) \log \frac{K_2}{K_1}$$

$$T_2 = \text{درجة الحرارة المرتفعة} .$$

$$T_1 = \text{درجة الحرارة المنخفضة} .$$

$$K_2 = \text{معدل التفاعل عند درجة الحرارة المرتفعة} .$$

$$K_1 = \text{معدل التفاعل عند درجة الحرارة المنخفضة} .$$

وترجع أهمية حساب قيمة Q_{10} في أنها أحياناً تعطينا فكرة عن نوع التفاعل هل هو تفاعل فيزيائي خالص أم كيميائي صرف . فعلى سبيل المثال عندما تكون Q_{10} أعلى قليلاً من الواحد فهذا يعنى أن التفاعل من النوع الفيزيائي مثل عملية الانتشار والتفاعلات الكيميائية الضوئية وهى التى تعتمد على الطاقة الضوئية ودرجات الحرارة المتوسطة . فأى زيادة في درجة الحرارة لا يمد بالطاقة الكافية التى تُحدث لإزاحة للإلكترونات (electronic displacement) بالدرجة المطلوبة لحدوث التفاعل : قيمة Q_{10} للتفاعلات الكيميائية التى تحدث على درجات الحرارة الفسيولوجية تقترب في الغالب من ٢ أو أعلى من ذلك . وعلى

ذلك فإن تقدير Q_{10} ربما يستخدم لتمييز التفاعلات الكيميائية عن تلك التفاعلات الفيزيائية البحتة .

كثافة الجزيئات المنتشرة : Density of diffusing molecules : معدل انتشار الغازات تحت ظروف ثابتة يختلف إلى حد كبير من غاز إلى آخر وذلك تبعاً لنوع وكثافة الغاز . وقد لخص قانون جراهام للانتشار Graham's law of diffusion هذه البديهيّات : حيث ينص على أن معدل انتشار الغازات يتناسب عكسياً مع الجذر التربيعي لكثافة تلك الغازات . وعلى ضوء هذا القانون فيمكن إيجاد العلاقة التالية :

$$\frac{r_1}{r_2} = \frac{\sqrt{d_2}}{\sqrt{d_1}}$$

حيث r_1 ، r_2 عبارة عن معدل انتشار الغازات والتي كثافتها d_1 ، و d_2 على الترتيب . ولطبقنا تلك المعادلة على غازي الهيدروجين والأكسجين فإننا نجد :

$$\frac{r_h}{r_o} = \frac{\sqrt{d_o}}{\sqrt{d_h}} = \frac{\sqrt{16}}{\sqrt{1}} = \frac{4}{1}$$

حيث كثافة الأكسجين تعادل ست عشرة مرة كثافة الهيدروجين ، وعليه فإن معدل انتشار الهيدروجين يعادل أربع مرات أمثال انتشار الأكسجين .

يمكن توضيح قانون جراهام عملياً بسهولة في المعمل (أنظر شكل ٢ - ٣) فعند حشو أنبوبة زجاجية مفتوحة الطرفين بقطعتي قطن ثم إضافة محلول أيدروكسيد أمونيوم إلى إحدهما وإضافة حمض الأيدروكلوريك إلى الأخرى ، فسوف نلاحظ أن غازي الأمونيا وكلوريد الأيدروجين ينتشران داخل الأنبوبة كل في اتجاه الآخر « من الأعلى تركيز إلى الأقل تركيز كل مستقل عن الآخر » ، أي أنهما يتقابلان معاً عند نقطة معينة في الأنبوبة حيث يتفاعلان مع بعضهما مكونان حالة بيضاء من كلوريد الأمونيوم ، ويلاحظ أن معدل انتشار كل غاز يعتمد على كتلة جزيئاته . وكما هو موضح في شكل ٢ - ٣ فإن حلقة كلوريد الأمونيوم تتكون بالقرب من الطرف الذي يحتوي على القطنة المليلة بكلوريد الأيدروجين وهذا متوقع بالطبع حيث أن كثافة كلوريد الأيدروجين تقريباً ضعف كثافة الأمونيا .

قابلية الذوبان في وسط الانتشار : Solubility in Diffusion Medium

كلما زادت قابلية المادة للذوبان في وسط الانتشار زاد معدل سرعة انتشارها في ذلك .

الوسط . ولكن إذا كان وسط الانتشار ذا تركيز مرتفع فسوف تزداد درجة مقاومته للمواد المنتشرة . كذلك يتناسب معدل انتشار المواد مع مدى إتساع مساحة وسط الانتشار . وبما هو جدير بالذكر أن قابلية ذوبان الغازات في السوائل تقل كلما ارتفعت درجة الحرارة ، فمثلاً عند ضغط ٧٦٠ مم فإن ٠.٤٨٨٩ لتر من الأوكسجين تذوب في لتر واحد من الماء عند درجة صفر ° م وتقل إلى ٠.٣٨٩١ لتر من الأوكسجين عند درجة حرارة ١٠ ° م ، ٠.٣١٠٢ لتر عند درجة ٢٠ ° م ، و ٠.٢٦٠٨ لتر عند درجة ٣٠ ° م ، و ٠.١٧٦١ لتر عند درجة ٨٠ ° م . وفي الحقيقة فإن عملية غليان السوائل هي من الطرق الشائعة المستخدمة في المعمل عملياً للتخلص من الغازات الذائبة في تلك السوائل . وفيما عدا تلك الغازات شديدة الذوبان ، يلاحظ أن ذوبان الغازات في السوائل يزداد بزيادة الضغط . هذه الخاصية الغازية هي أساس « قانون هنرى » "Henry's law" ، والذي ينص على أن كتلة الغاز قليل الذوبان والتي تذوب في كتلة معينة من السائل عند درجة حرارة معينة تتناسب مباشرة مع الضغط الجزئي لهذا الغاز .

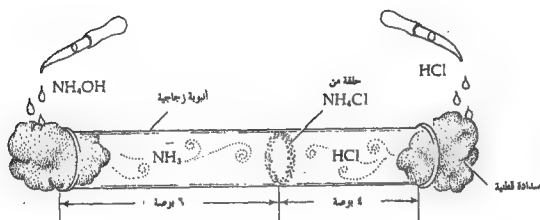
وتعتبر صناعة المشروبات الكربونية « المياه الغازية » تطبيق مباشر لقانون هنرى . حيث يتم إذابة CO₂ في المشروب تحت ضغط خمسة جو ثم وضعه في إناء مغلق . وعند نزح الغطاء يصبح الضغط الجوى فوق سطح المحلول واحد جو فقط وبالتالي يخرج الغاز على صورة فقاعات من المحلول الذى يعتبر محلول فوق مشبع بالغاز . ويُطلق على عملية خروج فقاعات الغاز من المحلول اصطلاح الفوران effervescence .

وبعض الغازات ذات القابلية العالية جداً للذوبان في الماء لا ينطبق عليها قانون هنرى . وسبب قابليتها العالية للذوبان في الماء ترجع إلى تفاعل الغاز مع الماء ، وبصاحب ذلك خروج طاقة على صورة حرارة في بعض الحالات . فمثلاً غاز الأمونيا (NH₃) وثانى أكسيد الكبريت (SO₂) يُعتبران من أمثلة الغازات عالية الذوبان في الماء حيث يتم تفاعلها كما يلى مع الماء :



فعند ذوبان غاز النشادر في الماء يحدث تفاعل بينهما يودى إلى تكوين أيديروكسيد الأمونيوم (NH₄OH) ، وعند ذوبان غاز ثانى أكسيد الكبريت في الماء فيتكون حمض الكبريتوز (H₂SO₃) . ويلاحظ أن جزء كبير من الماء يُستهلك أثناء كلا التفاعلين السابقين وبالتالي فإن قانون هنرى لا ينطبق على حالة الغازات شديدة الذوبان . ففي حالة ذوبان غاز

الأمونيا في الماء يلاحظ أن حوالى نصف الماء يدخل في التفاعل والجزء المتبقى عبارة عن محلول مركز من أيدروكسيد الأمونيوم .



شكل ٢ - ٣ : قانون جراهام . حلقة كلوريد الأمونيوم توضع مكان لقاء غازى HCl و NH_3 بعد انتشار كل منهما من السداة القطبية التى بللت بكل منهما .

تدرج الجهد الكيميائى : Chemical Potential Gradient

بصفة عامة كلما زاد انحدار تدرج الجهد الكيميائى زاد معدل الانتشار . ويتحكم في شدة الانحدار هذا تركيزات المادة القابلة للانتشار بين منطقة ما وأخرى والمسافة الموصلة بين المنطقتين التى يحدث عبرها الانتشار . فى الحقيقة فإن أى عامل يزيد أو ينقص تدرج الجهد الكيميائى « مثل : التركيز ، والضغط ، والحرارة » سوف يؤثر على معدل الانتشار .

والعوامل التى تتحكم فى معدل سرعة انتشار الغازات تتحكم أيضاً فى معدل سرعة انتشار السوائل والمواد الصلبة . وعلى كل حال فبالإضافة إلى الحرارة ، وكثافة الجزيئات molecular density ، ووسط الانتشار ، والتدرج فى الجهد الكيميائى فإن هناك عوامل أخرى « بالأخص حجم وقابلية الجزيئات المنتشرة للثوبان » تؤثر على انتشار المذاب فى المذيب سواء كان سائل فى سائل أو غاز فى سائل .

الماء : التركيب والخواص والتفاعلات

Water: Structure, Properties and Interactions

لكي نفهم مختلف العمليات الفسيولوجية التي تتعلق بخاصية الماء فلا بد من إستعراض الخواص الكيميائية والفيزيائية الأساسية للماء وتفاعله مع المركبات الأخرى . والماء تلك المادة التي يمكن أن يُطلق عليها سائل الحياة fluid of life ، حيث يكون أكثر من ٩٠٪ من التركيب الكيميائي للعديد من الكائنات ، ويُشارك في جميع عمليات التمثيل الغذائي سواء أكان ذلك بطريق مباشر أو غير مباشر . ويعتبر الماء ذو خواص فريدة من نوعها وذلك يرجع إلى التوزيع الفراغي لجزيئاته molecular configuration والرابطة الهيدروجينية hydrogen bonding .

التركيب الجزيئي والرابطة الهيدروجينية

Molecular Structure and Hydrogen Bonding

يتكون جزيء الماء من ذرتي هيدروجين ترتبطان على جانب واحد من ذرة أوكسجين برابطة إشتراكية « رابطة تساهمية » . ولما كان متوسط الزاوية المحصورة بين ذرتي الهيدروجين (١٠٥ °) غير حادة « أى لا تؤدي هذه الزاوية إلى وجود حالة من التأثير داخل جزيء الماء » فإن الماء يمكنه إمتصاص كمية كبيرة من الحرارة ويخضع للعديد من المؤثرات الفيزيائية دون أن تتحلل روابطة . والماء جزيء قطبي (Polar) وكما هو الحال في الجزيئات القطبية الأخرى لذلك فله سطح مشحون (Surface Charge) . « أى ذو شحنات على سطحه » . ومن الواضح أن الماء مادة « ذات قطبين » « dipolar substance » حيث يعتبر الأيدروجين قطب موجب أما القطب الآخر فهو سالب الشحنة نتيجة لخاصية الأوكسجين في « جذب الإلكترونات » (electron-attracting) (محب للإلكترونات electrophilic) . ونتيجة لهذا التوزيع الغير متناسق فإن جزيئات الماء ترتبط بعضها البعض (أى تتماسك cohesion) « وتبلل » « wet » المركبات الأخرى (أى ذات خاصية التصاقية adhesion بالمواد الأخرى) . ولهذا الخاصية أهمية خاصة في حركة الماء خلال التربة وكذلك إنتقال الماء في النباتات .

إنجذاب ذرة الهيدروجين الموجبة لجزيء ماء مع ذرة أوكسجين ذات شحنة سالبة في جزيء آخر من الماء ينتج عنه « رابطة هيدروجينية » « hydrogen bond » . وبالرغم من أن الرابطة الهيدروجينية تعتبر أقوى من تجمع الجزيئات خلال قوة فان درفالز (Van der Waals)

(الناشئ عن القوى الطبيعية لاجتذاب الجزيئات) ، إلا أن هذه الرابطة تعتبر أضعف من الرابطة الإشتراكية « التساهمية » أو الرابطة الإلكترونية . وعلى كل حال ليس هناك حدود معينة لعدد جزيئات الماء التى ترتبط معاً بروابط هيدروجينية . تخيل البحيرة عبارة عن تجمع لجزيئات الماء فى صورة جزيء عملاق ضخم أكثر منه تجمع لجزيئات منفصلة من الماء .

خواص الماء المهمة للنباتات Properties of Water Important to Plants

وجود الروابط الهيدروجينية فى الماء يعمل على تكوين جزيء ذا قطبين ويشجع ذلك على تكوين تركيب شبكى شعى latticelike structure قادر على تجميع العديد من الذرات فى حيز صغير ويعمل على ثبات التركيب الجزيئى للماء . أيضاً وجود تلك الروابط الهيدروجينية هى المسؤولة مباشرة عن إرتفاع « حرارة الإنصهار » "heat of fusion" ، وإرتفاع « الحرارة النوعية » للماء specific heat وإرتفاع « حرارة تبخير » الماء "heat of vaporization" . فالطاقة اللازمة لتفكك الروابط الهيدروجينية حتى يمكن ذوبان الثلج أو تسخين الماء أو تبخره تلك الطاقة تعتبر عالية بالمقارنة بالطاقة اللازمة للتغلب على قوى فان درفالز الموجودة طبيعياً نتيجة الإرتباط الضعيف بين جزيئات الإيثان والإثير والبنزين . والروابط الهيدروجينية هى المسؤولة أيضاً عن إلتصاق جزيئات الماء بتلك المواد مثل الزجاج والسليولوز (جدر الخلايا) وميسيليات الطين clay micelles (دقائق الطين) . فتلك المواد تبتل بسرعة

بسبب أن جزيئات الماء يمكنها تعريض ذرات الأوكسجين على الأسطح وقدرتها على تكوين الروابط الهيدروجينية . وعلى الجانب الآخر فإن الأنسجة الواقية من الماء (Water-repellent fabrics) ، والهيدروكربونات مثل الشموع لا تبتل بسهولة وذلك لأن الروابط الهيدروجينية التى تحدث قليلة جداً . ويوجد الماء على الصورة السائلة عند درجة حرارة الغرفة (٢٥° م) ، وهو أخف أى أقل كثافة عندما يكون فى الحالة الصلبة عنه عندما يكون فى الحالة السائلة وذلك بسبب الروابط الهيدروجينية . فمثلاً هل فكرت فى كيفية تكوين الجليد فى البحيرة « من القمة إلى القاع » وكيف أن هذا السلوك فى تكوين الثلوج قد مكن من حفظ حياة الكائنات التى تعيش فى الماء ؟

وخاصية الماء كمذيب لها أهميتها بالنسبة للخلية الحية حيث يكون محلولاً مع العديد من المركبات ذات الصفات المتباينة ولهذا يعتبر الماء « كمذيب عام » "universal solvent" . وخاصية الماء كمذيب عام تنشأ نتيجة قابليته لتكوين روابط هيدروجينية بسبب التوزيع الغير منتظم للشحنات asymmetrical distribution of its charges . ففى

المحاليل المائية يلاحظ أن المركبات مثل السكريات والكحولات والأحماض الأمينية وهي التي تحتوي على ذرات أو كسجين ومجموعات أيدروكسيل ($-OH$) ومجموعات أمين ($-NH_2$) تلك المركبات يمكنها تكوين روابط هيدروجينية مع جزيئات الماء . والخاصية القطبية لجزيء الماء تعمل على تأين الأملاح الذائبة في الماء حيث توجد على صورة أيونات موجبة وسالبة الشحنة في المحلول المائي .

والماء كمذيب له أهميته العظمى بالنسبة للنبات الحى . فالعناصر الأساسية اللازمة لنمو النبات طبيعياً والمركبات اللازمة لانتقال وتخزين الطاقة وكذلك مكونات المركبات النباتية جميعها تحتاج إلى الماء كوسط لانتقالها وتفاعلها . فهذه المركبات تذوب في الماء ويتم توزيعها وانتشارها في أجزاء النبات وهي على هذه الصورة الذائبة . فعمليات الانتشار والأزموزية والتشرب كلها تعتمد أساساً وتم نتيجة إنتقال المواد الذائبة في الماء من المكان الأصلي إلى مكان النشاط . وفي الحقيقة فإن العمليات الفسيولوجية تتم في مائية مخففة أو في معلقات ذات تركيز منخفض بالتالى فإن التفاعلات تخضع للقوانين الفيزيائية والكيميائية التي تتحكم في نشاط المحاليل المائية والمعلقات المخففة .

المحاليل Solutions

عندما نحرك قطعة من سكر المائدة في كوب من الماء فإنه ينتج محلول رائق من السكر في الماء ، ويمكننا تمييز مكونى هذا النظام وهو في هذه الحالة المذاب (Solute) (السكر) والمذيب (Solvent) (الماء) ، أى أن المذاب يذوب في المذيب ، وبالتالى يتعايش كلاً منهما مع الآخر ، وفي هذه الحالة وحالة المحاليل الأخرى فإن جزيئات المذاب تختفى تماماً خلال المذاب والمحلول الناتج عبارة عن مخلوط متجانس من جزيئات المذاب والمذيب . وتوجد جزيئات المذاب والمذيب في حركة عشوائية دائبة . ويجب أن نعلم أن الطاقة الحركية لجزيئات المذيب في المحلول سوف تكون أقل من نظيرتها في حالة المذيب النقى ، وذلك نتيجة العلاقة الناشئة بين المذيب والمذاب ، ففي أى لحظة زمنية فالمذاب لن يترسب بل يختفى تماماً وهذا يحدث على حساب الطاقة الحركية Kinetic energy لجزيئات المذيب . فالفرق الذى يخلط بعض المحاليل في أنبوبة لإختبار سوف يتبين التغير في الطاقة الناشئة عن عملية الخلط حيث يحدث إما إرتفاع أو إنخفاض تلقائى في درجة حرارة الأنبوبة .

عند إضافة كمية صغيرة من المذاب إلى المذيب ينتج محلول مخفف ، ولزيادة تركيز

المحلول يجب إضافة كميات أخرى من المذاب إلى أن يصبح المحلول مشبعاً بالمذاب ولا يمكن ذوبان أى كمية أخرى مضافة من المذاب إليه . وعموماً عند درجة حرارة وضغط معينين فإن كمية معينة فقط من المذاب يمكنها تكوين محلول مع كمية معينة من المذيب للوصول إلى حالة التشبع ، وعندما تصل هذه الكمية من المذاب فإن المحلول يقال عنه إنه مشبع « أى أن الوصول إلى حالة التشبع تتوقف على درجة الحرارة والضغط » .

في حالة تحريك كمية صغيرة من مادة متأينة مثل ملح كلوريد الصوديوم (ملح المائدة العادى) في الماء ، فإن المحلول الناتج يختلف قليلاً عن المحلول الناتج من ذوبان السكر في الماء ، حيث أن السكر في الماء غير متأينة وتظل جزيئاته في المحلول دون تغير أما كلوريد الصوديوم فهو مادة ذات طبيعة أيونية وبالتالي تتأين جزيئاته في الماء إلى أيونى الصوديوم والكلوريد .

ولتوضيح النقطة الخاصة بطاقة المحاليل ، دعنا نفترض أن المالح يتأين بنسبة ١٠٠٪ في الماء ، فالتوقع إذن أن كمية جزيئات الماء اللازمة لعملية إذابة كلوريد الصوديوم سوف تكون ضعف تلك الكمية اللازمة لإذابة كمية مكافئة من السكر « غير قابل للتأين » ، وذلك لأن جزيئات المذيب سوف تتفاعل مع جسيمين لكل جزيء واحد من كلوريد الصوديوم المذاب ، أى بالتالى كمية أعلى ومتناسبة من الطاقة مشتقة من الطاقة الحركية لجزيئات المذيب لازمة لإتمام عملية الإذابة . وفهم هذه الفكرة البسيطة للمحاليل ضرورى لإدراك طبيعة ميكانيكيات انتشار « الأسموزية والتشرب » الماء في النظم الحوية .

انتشار الماء : الأزموزية والتشرب Diffusion of Water: Osmosis and Imbibition

بالرغم من أن صورتى الانتشار متشابهتان إلا أن كلاً من الأزموزية والتشرب ظاهرتان مختلفتان وتلعب كل منهما دورها في إنمائية النبات . والأزموزية يُعتقد أنها نوعاً خاصاً من الانتشار وهى تحرك الماء خلال الغشاء الاختيارى للنفاذية differentially permeable membrane . وبالرغم من أن هذا التعريف للأزموزية يمكن أن يشمل المذيبات الأخرى بخلاف الماء ، إلا أننا نعنى هنا أزموزية الماء في النباتات . أما التشرب فهو نوع معين من الانتشار والذي يوجد به المادة المدمصة (adsorbent) .

الجهد الأزموزي Osmotic Potential

يمكن مشاهدة وقياس عملية الأزموزية بواسطة جهاز غاية في البساطة يُعرف بالأزموميتر osmometer والذي فيه يتم الفصل بين طورين (نظامين) بواسطة غشاء إختياري النفاذية. دعنا نتخيل أن الماء دون المذاب مثل السكر يمكنه النفاذ (المرور) عبر الغشاء، فقد وضعنا ماء نقي في الوعاء A ومحلول سكرور في الوعاء B (شكل ٢ - ٤) الماء النقي يقال عنه انه محلول ناقص التركيز hypotonic (أى محلول له قوة أقل low tonicity، أو محلول أقل مذاب) بالنسبة لمحلول السكرور. وبالعكس بالنسبة للمحلول السكرى يعتبر محلول زائد التركيز hypertonic (أى له قوة أكبر، أو أكثر مذاباً) بالنسبة للماء النقي الموجود بالوعاء A. ولما كان الغشاء منفذاً للماء، فإن الماء له حرية الانتقال من وإلى كل وعاء. إلا أنه في البداية يكون معدل تحرك الماء إلى الوعاء B سيكون أعلى عن معدل تحرك الماء منه إلى الخارج لأن الجهد الكيميائى للماء النقي أعلى لاحتوائه على طاقة إنتقالية ذاتية أكثر (تحرك أكثر للجزيئات) عن ذلك لمحلول السكرور. وفي محلول السكرور بعض الماء يتعامل مع جزيئات المذاب وبالتالي يقل عدد جزيئات الماء الحر وبالتالي إنقاص أو تقليل للطاقة الانتقالية الذاتية لجزيئات الماء. وتحت هذه الظروف سوف يتزايد الماء في الوعاء B. ومع تراكم الماء فإن محلول السكرور في الوعاء B سوف يخفف شيئاً فشيئاً، ويصاحب ذلك بالتالى انخفاض في معدل دخول الماء إلى الوعاء B وكلما تقدمت هذه العملية فسوف يقل بالتدرج الفرق بين جهد الماء النقي وذلك الذى يوجد في المحلول السكرى.

دعنا نفترض وجود « مكبس » (بستن piston) في الوعاء B وبإضافة قوة دفع على هذا المكبس لوقف تدفق الماء إلى الوعاء B، تلك القوة اللازمة لا بد أن تساوى أقصى ضغط لوقف دخول الماء المحصور داخله المحلول السكرى. الضغط اللازم للمحلول لكي يُنشأ زيادة في جهده الكيميائى عن ذلك للماء النقي يُسمى بالضغط الأزموزي osmotic pressure. والضغط الأزموزي للمحلول هو الضغط (الطاقة التى نفذت بعملية المحلول) اللازم عمله لوقف إنتشار الماء النقي إلى المحلول تحت ظروف الأزموزية المثالية. وبالتالي فإن الضغط الأزموزي ما هو إلا جهد حقيقى وفي العادة لا يصل أو يُقاس في الخلايا النباتية، وما هو إلا قياس غياب الطاقة اللازمة للشغل أو القدرة اللازمة للانسياب في الحالة الأزموزية المثالية.

على سبيل المثال محلول مولال molal من مادة غير متأينة undissociated في كأس عند

صفرهـم ربما يقال عنه أن له ضغط أزموزى يساوى ٢٢,٤ ضغط جوى أو ٢٢,٧ بارز . والحلول لا يظهر ضغط ولكن له طاقة أقل عن الماء النقى ، وكميته تتوقف على كمية المذاب فى حجم معين من الماء . والطاقة المفقودة خلال عملية المحلول يمكن تعويضها بإضافة طاقة خارجية بواسطة الكباس فى الأزموميتر أو بتدفق influx الماء إلى النظام المغلق مثل الخلية النباتية . ولذلك يستخدم علماء النبات إصطلاح الجهد الأزموزى osmotic potential . وفى العادة يرمز له بالرمز π لوصف غياب الطاقة فى المحلول الذى يرجع إلى كمية التعامل بين المذيب والمذاب بالمقارنة بالماء النقى تحت الظروف الأزموزية المثالية . وبالرجوع إلى علاقات الطاقة الحرة لجبس ، يمكننا استخدام العلاقة السالبة لقيمة الجهد الأزموزى لأن عملية الإذابة solvation process تتميز بالآتى

$$G_2 - G_1 = -\Delta G$$

حيث : G_2 = الحالة بعد اللوبان

G_1 = الحالة قبل اللوبان

وبالتالى فإن مولال molal من السكروز عند صفرهـم له جهد أزموزى (- ٢٢,٤ ضغط جوى) أو (- ٢٢,٧ بارز) - تلك القيم الحقيقية قد حصل عليها Vant'Hoff الذى طبق معادلات قوانين الغازات على المحاليل والذى حسب الضغط الأزموزى للمحاليل بالتالى :

$$\Pi = \frac{N}{V} \times RT \quad \text{or} \quad \Pi = CRT$$

حيث : Π = الجهد الأزموزى

N = عدد المولات

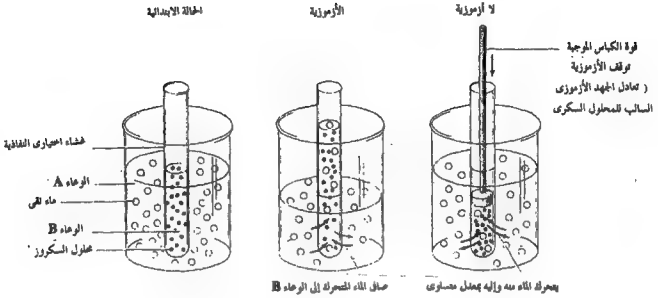
V = الحجم بالتر

R = الثابت الغازى

T = الحرارة المطلقة

$C = \frac{N}{V}$ التركيز

والعلاقة السالبة أدخلت للدلالة عن الجهد الأزموزى لارتباطها بقوانين الديناميكية الحرارية .



شكل ٢ - ٤ : أزمومتر مملوء بالماء النقي في الوعاء A ومحلول السكرى في الوعاء B .

وترجع أهمية الجهد الأزموزى إلى كونه يميز المحلول بطرق مختلفة ، فهو يدل على الضغط الأقصى (الضغط الأزموزى) الذى ينشأ لو سمح للمحلول للوصول إلى حالة الاتزان مع الماء النقي فى النظام الأزموزى المثالى ، وله علاقة تناسبية مع كمية المذاب فى المحلول وفى نقص الجهد الكيميائى (الطاقة الحرة الكلية) نتيجة للتعامل المتبادل بين المذيب والمذاب .

ضغط الامتلاء Turgor Pressure

الجدار الخلوى ذو الصلابة والتركيب الغير مطاط نسبياً ، يغلف الخلية النباتية وغشائها البلازماى الاختياري النفاذية . هذه الصفات الفريدة للخلية النباتية تجعلها تعيش دائماً تحت مدى واسع من التركيزات الأزموزية ، بعكس الخلية الحيوانية التى يمكنها أن تعيش فقط فى محاليل ذات تركيزات أزموزية مشابهة تماماً (سَوِى الأزموزية isotonic) أو قريبة من سوى الأزموزية لتلك التى تحتويها الخلية .

عند وضع الخلية النباتية فى ماء نقي فإنها تنتفخ ولكنها لا تنفجر . ويسبب سالبية الجهد الأزموزى لمحلول الفجوة (العصير الخلوى) فإن الماء يتحرك إلى الخلية ويسبب

دفع الغشاء البلازمي ناحية الجدار الخلوى . والكمية الحقيقية للضغط الذى ينشأ (أى أن الضغط هو المسئول عن دفع الغشاء ناحية الجدار الخلوى) يسمى « بضغط الامتلاء » "turgor pressure" . فالجدار الخلوى يصبح متصلباً ويظهر ضغطاً مساوياً ولكنه عكسى والذى نسميه « بضغط الجدار » "wall pressure" . ونتيجة لهذا التبادل الفعلى بين هذه القوى ، فإن الخلية النباتية تحت هذه الظروف يقال عنها أنها « منتفخة » "turgid" (ممتلئة) . وأول علامات نقص الماء سهلة الملاحظة فى النبات هو نقص امتلاء خلايا الورقة والذى يعطى للأوراق مظهر الذبول .

الجهد المائى Water Potential

الجهد الكيميائى هو الطاقة الحرة لكل مول (وزن جزيئى) لأى مادة فى النظام الكيميائى . وبالتالي فإن الجهد الكيميائى للمادة تحت ظروف ثابتة من الضغط والحرارة يعتمد على عدد مولات المادة الموجودة . وفى تناولنا لعلاقة النبات بالماء فنحن عادة ما نعبّر عن الجهد الكيميائى للماء « بالجهد المائى » (ψ_w) . وعندما نستخدم اصطلاح الجهد المائى فنحن نعبّر عن الفرق بين الجهد الكيميائى للماء فى أى نقطة من النظام (μ_w) وذلك الجهد للماء النقى تحت الظروف المثلى (μ_w°) . ومن المعادلة التالية :

$$\psi_w = \mu_w - \mu_w^\circ = RT \ln \frac{e}{e^\circ}$$

يمكننا فى الحالة تقدير الجهد المائى . فى المعادلة (R) هى الثابت الغازى (erg/mole/degree) ، و T درجة الحرارة المطلقة (°K) ، و (e) الضغط البخارى للمحلول عند درجة الحرارة T ، (e°) ضغط البخار للماء النقى عند نفس درجة الحرارة الاصطلاح $RT \ln (e/e^\circ)$ يساوى صفر . يمكننا القول أن الماء النقى له جهد يساوى صفر . إلا أنه فى النظم الحيوية فإن (e/e°) بصفة عامة أقل من الصفر مما يجعل $\ln(e/e^\circ)$ سالبة . وبالتالي فإن الجهد المائى فى النظم الحيوية فى العادة يعبر عنه بالكميات السالبة ، وبالتالي فإن الماء النقى الحر يمكن تعريفه بأن له جهد صفر ، وأى تخفيف من الماء مع المذاب له جهد أقل من الماء النقى ويعبر عنه بالأرقام السالبة . وبالإضافة إلى ذلك فإن الرقم السالب يعبر عن الطاقة الحرة لجس للفرق بين الماء النقى والمحاليل .

يمكننا التعبير عن كل من الجهود المائية والجهود الكيميائية بوحدات الطاقة ، إلا أنه من المناسب جداً عندما نتناول النظم الحيوية أن نعبّر عن الجهود المائية بوحدات الضغط

(ضغط جوى أو بارز) . ويمكننا تحويل وحدات الطاقة إلى وحدات الضغط بقسمة الجهد المائى على الحجم المائى الجزئى المولالى partial molal volume (V_w) :

$$\frac{\mu_w - \mu_w^0}{V_w} = \frac{RT \ln \frac{e}{e^0}}{V_w}$$

ووحدات المعادلة السابقة هى

$$\frac{\text{erg/mole}}{\text{cm}^3/\text{mole}} = \frac{\text{erg}}{\text{cm}^3} = \text{dyne/cm}^2$$

$$\text{كل بار} = 0,987 = 10^6 \text{ dynes/cm}^2$$

لو أذبنا مادة ، مثل السكر فى ماء نقى موضوع فى كأس ، فإن المحلول الناتج يكون له جهد أزموزى أقل (أكثر سالباً) من ذلك للماء النقى . ولما كان هذا المحلول حر (ليس تحت ضغط مكبس أو جدار خلية) فإن ضغط الامتلاء turgor pressure يساوى صفر ، وبالتالي فإن $\psi_s = \psi_w$ ووجود المذاب يقلل الطاقة الحرة . وما هو مهم فى هذه الحالة هو نسبة جزيئات المذاب إلى جزيئات الماء . وإذا زاد المذاب فسوف ينشأ سالبية أكثر فى الأزموزية وبالتالي الجهد المائى . لو شيد نظام يسمح بتكوين ضغط امتلاء ، حينئذ فإن كمية الضغط الموجبة التى تتولد لا بد من أنها تعوض تأثير المذاب وتجعل جهد الماء أقل سالبية من تلك للجهد الأزموزى .

ولو وضعنا كلاً من المحلول والماء النقى تحت ضغط متساو ، فإن تأثير الضغط الذى فرض imposed pressure يتساوى فى كميته لكلا النظامين . على سبيل المثال ، لو وضع كل من النظامين تحت ضغط (كما هو الحال فى الأزموميتر) ٦ بارز ، فحينئذ يكون الجهد المائى لكلا النظامين سوف يصبح أقل سالبية بـ ٦ بارز . وفى الحقيقة فإن الماء النقى سوف ينتج جهد مائى موجب .

العلاقة بين الكميات الأزموزية Relationship of Osmotic Quantities

سوف تساعد الحالات المفترضة التالية فى توضيح العلاقة بين الجهد المائى ، والجهد الأزموزى وضغط الامتلاء . إذا كان المحلول B له جهد مائى (ψ_w) يساوى - ٣٠ بارز ، وجهد الأزموزى (ψ_s) يساوى - ٣٠ بارز ، أما ضغط الامتلاء يساوى صفر لأن المحلول موضوع داخل غشاء غير مرن (غير مطاط) والذى يسمح

بنفاذ الماء فقط . وبسبب عدم وجود ضغط امتلاء في هذا النظام ، فإن الجهد المائي يساوى الجهد الأزموزى $(\psi_w - \psi_s)$. هذا النظام غُمس في محلول A ذى جهد أزموزى يساوى - ١٠ بارز (شكل ٢ - ٥) . ضغط الامتلاء للمحلول A يساوى صفر لأن المحلول غير محصور (حر) ، وبالتالي فإن الجهد المائي والجهد الأزموزى متساويان . وكما هو موضح في شكل ٢ - ٥ ، فإن الجهد المائي للمحلول A أقل سالبية من الجهد المائي للمحلول B . وبالتالي فإن التدرج في الطاقة ينشأ من محلول A إلى محلول B ويكون محصلة ذلك تدفق الماء من محلول A إلى B أو من المحلول ذى الجهد المائي الأقل سالبية إلى المحلول ذى الجهد المائي الأكثر سالبية . وبطريقة أخرى يمكن التعبير عن الانتقال الفعلي للماء في هذا المثال أن الماء يتحرك عبر تدرج الطاقة الحرة أو ناحية الانحدار في الطاقة $energetically downhill$.

ولما كان المحلول B محبوس داخل غشاء غير مرن (غير قابل للامتطاط) فينشأ عن ذلك ضغط امتلاء ، والاتزان سوف يصل بين النظامين مع دخول كمية صغيرة فقط من الماء إلى المحلول الداخلى . وضغط الامتلاء الحقيقى (ψ_p) الذى ينشأ في المحلول الداخلى سوف يكون ٢٠ بارز وسوف يضاد بـ ٢٠ بارز للجهد الأزموزى . والضغط الجدارى عند هذه النقطة سوف يكون أيضاً ٢٠ بارز . وبما أن الجهد المائي للمحلول B أقل سالبية بكمية الضغط الواقع عليه ، فإن الجهد للمحلول الداخلى لا بد أن يصبح أقل سالبية بـ ٢٠ بارز ، وبالتالي يساوى الجهد المائي للمحلول الخارجى . وهنا يمكننا تلخيص ذلك بصفة عامة أنه عندما يكون هناك محلولين مائيين منفصلين عن بعضهما بغشاء منفذ للماء فقط فإن جهدى الماء سوف يميلان إلى الاتزان ، ومع الشرح السالف فإنه يمكن أن نستنتج :

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p$$

إفترض واحد ذكر هنا ، أن الجهد الأزموزى لا يتغير ، هذا الافتراض قد بنى على أساس تلك الملاحظات في الخلايا أو في المحاليل المحبوسة داخل أغشية أو جدر غير مرنة نسبياً ، والماء المكتسب أو المفقود غير كاف لتخفيف أو تركيز المحلول وبالتالي لا ينقص أو يزيد الجهد الأزموزى . والعكس صحيح لضغط الامتلاء ، فهو يتأثر بالتغير الطفيف في تركيز المحلول .

وفي الحقيقة بمجرد عبور الماء خلال الغشاء بالأزموزية إلى الخلية ، ففى العادة سوف يلاق بعض المقاومة من المركبات الأخرى ، وهذا العامل « يعرف بجهد

الحشوة « ψ_m » "matric potential". وجهد الحشوة ربما يمكن تعريفه بأنه الفقد في الطاقة « بالنسبة للماء النقي » عند دخول وانتشار الماء وتعامله مع مركبات أخرى في وسط الانتشار ، والعلاقة بين كل الكميات الأزموزية حينئذ تكون كما يلي :

$$\psi_w = \psi_s + \psi_m + \psi_p$$

ولما كان ψ_m غير مناسب وصعب قياسه في النظم الأزموزية لذلك يمكن إعتباره غير ذي قيمة عند معالجة مشكلات الأزموزية في الخلايا النباتية . وكما سنرى فيما بعد فإن جهد الحشوة هام لعمليات التشرب .

من المعادلات السابقة يمكن أن نرى أنه عندما يساوى ضغط الامتلاء (ψ_p) (في العدد وليس في العلامة) الجهد الأزموزى (ψ_s) للمحلول ، فإن الجهد المائى لهذا المحلول يساوى صفر .

لو أن هناك محلول مائى له جهد أزموزى يساوى - ١٠ بارز محصور داخل غشاء غير مطاط وغمس في ماء نقي $(\psi_w = 0)$ ، وضغط الامتلاء = ١٠ بارز والذي يصل إليه في المحلول الداخلى عندما يصل كلا النظامين إلى حالة الاتزان ، أى أنه عند الاتزان فإن الجهد المائى للمحلول الداخلى سوف يصبح صفر .

Initial State: - 10 = -10 + 0

الحالة الابتدائية

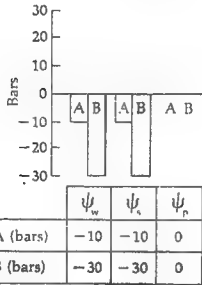
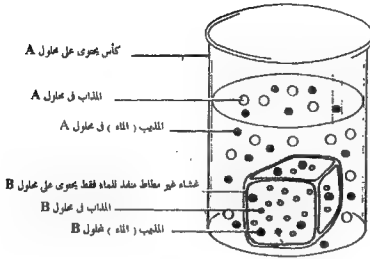
$$\psi_w = \psi_s + \psi_p$$

Equilibrium: 0 = -10 + 10

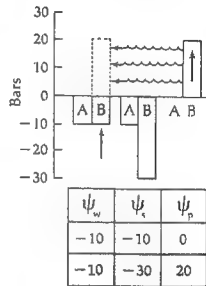
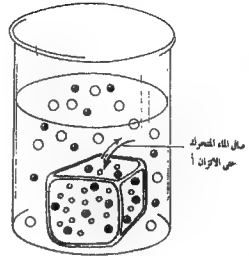
حالة الاتزان

وفي هذا المثال ، فقد إفترضنا إستخدام حالة فيها المحلول محكم بغشاء غير مرن . إلا أن جدار الخلية النباتية مرن إلى حد ما ، وزيادة معينة في الحجم تنتج عندما تصبح الخلية الرخوة في حالة امتلاء كامل ، ويصاحب هذه الزيادة في الحجم بالتالى إنتقاص في الجهد الأزموزى للعصير بسبب التخفيف الذى حدث للعصير الخلوى . إلا أن المعادلة $\psi_w = \psi_s + \psi_p$ مازالت صحيحة ودقيقة بسبب إتزان الجهود المائية . شكل ٢ - ٦ يوضح التغيرات التى تحدث عندما تأخذ الخلية الماء . وفي الخلية الرخوة flaccid $(\psi_p = 0)$ cell ، والجهد الأزموزى للعصير الخلوى يساوى جهدها المائى . ولو وضعت هذه الخلية في ماء نقي ، فإن الماء يتحرك إلى الخلية ، مسبباً زيادة في ضغط الامتلاء ، وبالتالي يسبب إنبساط وإمتطاط للجدار الخلوى . ومع زيادة حجم الخلية (التى تحدث نتيجة انبساط جدار الخلية) سوف ينتج تخفيف وبالتالي نقص في الجهد الأزموزى للعصير

الحالة الابتدائية



الاتزان



الجهد المائي للمحلول A	نحو	الجهد المائي للمحلول B
$\psi_w = \psi_s + \psi_p$	نحو	$\psi_w = \psi_s + \psi_p$
$-10 = -10 + 0$	نحو	$-30 = -30 + 0$
$-10 = -10$	نحو	$-30 = -30$
-10	نحو	-30

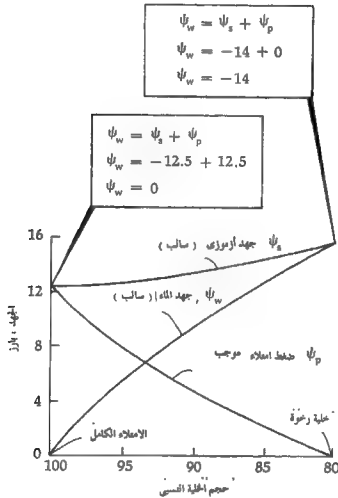
الحالة الابتدائية

الجهد المائي للمحلول A	=	الجهد المائي للمحلول B
$\psi_w = \psi_s + \psi_p$	=	$\psi_w = \psi_s + \psi_p$
$-10 = -10 + 0$	=	$-10 = -30 + (+20)$
$-10 = -10$	=	$-10 = -10$
-10	=	-10

الاتزان

شكل ٢ - ٥ : العلاقة بين الجهد المائي ، والجهد الأزموزي وجهد الضغط (ضغط الامتلاء) ، الجهود المائية للمحلولين A ، B متساويان عند الاتزان .

الخلوى . وعند النقطة التى يكون فيها الجهد الأزموزى يساوى ولكنه معاكس له فى العلامة لضغط الامتلاء ، والجهد المائى يساوى صفر ، فإن الخلية يقال عنها أنها قد وصلت إلى أقصى امتلاء ، ولا تحدث أى زيادة فى حجم الخلية عند هذه النقطة .



شكل ٢ - ٦ : الصغرات التى تحدث عندما تحصل الخلية النباتية على الماء . وعندما يتساوى كل من الجهد الأزموزى وضغط الامتلاء فى الكمية ولكن مختلفاً فى العلاقة ، فإن الجهد المائى للعصير الخلوى يكون صفر .

البلمزة Plasmolysis

عندما نضع خلية نباتية حية فى محلول ذى جهد أزموزى مماثل لذلك الذى يوجد فى العصير الخلوى (أى محلول سوى الأزموزية isotonic solution) فإن مظهر الخلية يظل كما هو عادى من جميع الوجوه . ولكن إذا كان الجهد المائى (Ψ_w) للمحلول المحيط

بالخلية أقل سالبية لما هو موجود في العصير الخلوى (أقل تركيز hypotonic) أو أكثر سالبية عن ذلك للعصير الخلوى (أعلى تركيز hypertonic) فإنه يمكن لنا أن نلاحظ تغيرات عديدة في تركيب الخلية . على سبيل المثال لو غمس نسيج من بشرة أوراق نبات الراؤو (Rhoeo) أو الزبرينا^(١) (Zebrina) في محلول أعلى تركيز من السكروز فإننا نلاحظ أن الغشاء البلازمي يُجذب بعيداً عن الجدار الخلوى ، ويمكننا ملاحظة ذلك بسهولة بسبب صبغات العصير الخلوى لخلايا الورقة لهذه النباتات .

دعنا نتفحص في تفصيل مقتضب ما الذى يحدث في هذه الحالة . أولاً فإن الماء داخل الخلية له طاقة حرة أعلى وأيضاً ميولاً أعلى للانسياب للخارج . ثانياً أن الخلية والأغشية الفجوية عملياً غير منفذة للسكروز ولكنها تستطيع إنفاذ الماء . ثالثاً أن الجدار الخلوى يسمح عملياً بنفاذ كل من السكروز والماء بحرية كاملة . ونتيجة لذلك فإن الماء ينتقل من الفجوة العصارية للخلية ثم إلى المحلول الخارجى ، والماء ينتقل من منطقة جهدها المائى أقل سالبية (عالى) إلى منطقة أكثر سالبية (منخفض) في جهدها المائى . هذا التحرك للماء يسبب نقص في الإمتلاء وإنكماش في الفجوة وجذب للغشاء الخلوى بعيداً عن جدار الخلية . « والبلمزة الأولية » 'Incipient Plasmolysis' ما هى إلا ابتداء جذب لهذه الأغشية بعيداً عن الجدار الخلوى . عند هذه النقطة فإن ضغط الإمتلاء يساوى صفر . ولو استمرت هذه العملية فإن هناك ميل للجدار الخلوى للجذب ناحية السيتوبلازم وذلك بسبب صفات الماء الإلتصاقية اللاصقة بين الجدار الخلوى والغشاء البلازمي ، ويقال عن هذه الخلية أنها تحت توتر (إجهاد under tension) ، وضغط الإمتلاء يصبح سالباً ، وبالتالي فإن القوى التى تربط الغشاء البلازمي سوف تصبح أكبر من تلك القوى التى تربط بين جزيئات الماء في الجدار الخلوى . والبلمزة الكاملة تنتج بالشد الكامل للغشاء البلازمي بعيداً عن الجدار الخلوى . ولو أن البلمزة غير شديدة (غير مميتة) وبالرغم من ذلك فإن الخلايا المبلزمة يمكنها الشفاء من هذه البلمزة (عكس البلمزة deplasmolyzed) ، وهذا يعنى لو أن الخلية التى حدث بها بلمزة (بالطبع بلمزة غير مميتة) قد وضعت في محلول (أقل تركيز hypotonic) فإنها تستعيد امتلائها .

وتنتج حالة مخالفة لو أن الخلية النباتية الحية قد وضعت في محلول أقل تركيز عن العصير الخلوى . في هذه الحالة فإن الماء يتحرك من منطقة جهدها المائى أقل سالبية (المحلول

(١) يصلح لذلك أى نبات آخر يحوى عصيره الخلوى على صبغات ذائبة مثل أبشرة بتلات زهرة الجيرانوم

الخارجي) إلى منطقة جهدها المائي أكثر سالبية (العصير الخلوي) وسوف يدخل الماء إلى الخلية ويسبب زيادة في امتلائها. ولما كان الجدار الخلوي مرناً إلى درجة ما فإن حجم الخلية سوف يزداد قليلاً. كما أن ضغط الامتلاء للجدار الخلوي سوف يزداد بالطبع. وبسبب أن الزيادة في حجم الخلية في المحلول الأقل تركيزاً بوجه عام قليلة جداً، لذلك فمن الصعب ملاحظة أي اختلاف في المظهر بين الخلية النباتية الموضوعة في المحلول السوي التركيز والخلية النباتية الموضوعة في المحلول الأقل تركيزاً.

الأزموزية بين الخلايا Osmosis Between Cells

دعنا نتخيل خليتين ملتصقتين ومحميتين من أي بحر، والعصير الخلوي للخلية A ذي جهد أزموزي (- ١٤ بارز) وضغط امتلاء (٤ بارز)، أما الخلية B فهي ذات جهد مائي (- ١٦ بارز) وجهد أزموزي (- ٢٤ بارز) - والحالة النهائية لكل خلية يمكن التعبير عنها: $\psi_w = \psi_s + \psi_p$ وملخصة في شكل ٢ - ٧.

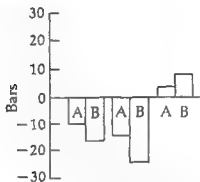
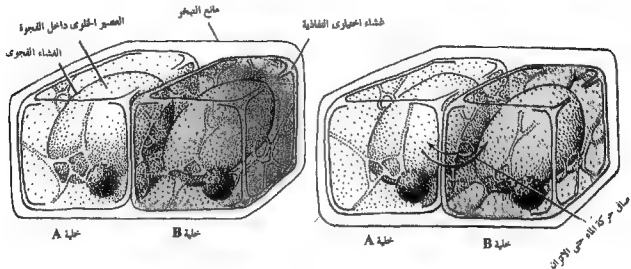
والنقطة الهامة هي أنه طالما أن كلا من محلولي الخليتين متصلان فإن الجهود المائية لكل منهما تميلان إلى الوصول إلى حالة الاتزان، مع التحول في ضغط الامتلاء. والماء حينئذ يتدفق من الخلية A إلى الخلية B أو من المحلول الخلوي للـ ψ_s الذي هو (- ١٠ بارز) إلى (- ١٦ بارز). وفي هذا النوع من المشكلات فنحن نفترض أن التغير في الحجم غير كاف لإحداث تغير في الجهد الأزموزي وبالرغم من ذلك لا يكون ذلك صحيحاً تماماً، ونستطيع أن نستخدم حساب تقريبي للحالة الأزموزية بين الخليتين لكي نتكهن باتجاه الأزموزية.

قياسات الجهد الأزموزي Osmotic Potential Measurements

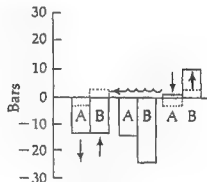
نقطة الغليان boiling point لأي محلول مائي أعلى من الماء النقي، والضغط البخاري vapor pressure للماء في المحلول أقل من ذلك في الماء النقي، والمحلول يتجمد على درجات حرارة أقل (إنخفاض نقطة التجمد freezing point depression)، وتسمى تلك العوامل بالصفات المجمعة Colligative Properties للمحاليل حيث تكون ذات علاقات متبادلة، والمدى الذي يتأثر به عامل يتناسب مباشرة مع عدد الجزيئات المذابة (الجزيئات أو الأيونات) الموجودة في المحلول. وبالتالي فإن قياس أحد هذه العوامل يكون قياساً غير مباشر للجهد الأزموزي وذلك لأنه أحد الصفات المجمعة للمحاليل. وعلى العموم نحن

الحالة الابتدائية

الاتزان



		ψ_w	ψ_s	ψ_p
خلية A	Cell A (bars)	-10	-14	4
خلية B	Cell B (bars)	-16	-24	8



	ψ_w	ψ_s	ψ_p
Cell A (bars)	-13	-14	1
Cell B (bars)	-13	-24	11

الجهد المائي للخلية A

أو

الجهد المائي للخلية B

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p \neq \psi_w = \psi_s + \psi_p$$

$$-10 = -14 + (+4) \neq -16 = -24 + (+8)$$

$$-10 = -10 \quad \neq \quad -16 = -16$$

$$-10 \quad \neq \quad -16$$

الحالة الابتدائية

الجهد المائي للخلية A = الجهد المائي للخلية B

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p = \psi_w = \psi_s + \psi_p$$

$$-13 = -14 + (+1) = -13 = -24 + (+11)$$

$$-13 = -13 \quad = \quad -13 = -13$$

$$-13 \quad = \quad -13$$

الاتزان

شكل ٢ - ٧ : العلاقات النظرية للجهود المائية ، والجهود الأزموزية ، وجهود الضغط بين الخلايا المتجاورة قبل وبعد الإتنان ، مع الافتراض بأن الخلايا لا تنفخ ولا يوجد تأثير ملموس للتغير في الحجم يؤثر على الجهود الأزموزية .

لا نستخدم نقطة الغليان المرتفعة boiling point elevation لقياس الجهد الأزموزي للعصير الخلوي . ومع ذلك فيمكننا قياس الضغط البخاري المتناقص ، ونقطة التجمد المنخفضة للعصير المتبقي مع درجة من الدقة المعقولة . على سبيل المثال نظرية نقطة التجمد المنخفضة لكل مولال محلول يحتوي على مذاب غير متأين له نقطة تجمد منخفضة تساوي - ١,٨٦°م والجهد الأزموزي النظري يكون - ٢٢,٧ بارز (- ٢٢,٤ ضغط جوى) ويمكننا الحصول على معادلة تربط بين هذين العاملين (نقطة التجمد المنخفضة والجهد الأزموزي) وفي إمكاننا استخدام هذه المعادلة لتحديد الجهد الأزموزي للمحلول الغير معروف تركيزه وبالتالي :

$$\psi_s = \frac{-22.7 \times \Delta t_p}{-1.86}$$

ففي هذه المعادلة فإن Δ تتوقف على ملاحظة نقطة التجمد المنخفضة للمحلول الغير معروف ، ولو افترضنا مثلاً أن عصير ما للنبات له نقطة تجمد منخفضة تساوي ١,٣٩٥ فإن الجهد الأزموزي لهذا المحلول لا بد أن تكون

$$\psi_s = \frac{-22.7 \times -1.395}{1.86} = -17.025 \text{ bars}$$

تقدير الجهد الأزموزي للمحلول بواسطة تقدير نقطة تجمده تُسمى « الكريسكوبية »^(١) cryoscopy (أى الاختبار البارد) أما إجراء هذه الخطوات فتعرف بالطريقة الباردة cryoscopic method .

والطريقة الأقل جهداً لتقدير الجهد الأزموزي لمحتوى الخلية يمكن عملها بظاهرة البلمرة حيث تحضر سلسلة متدرجة من المحاليل تغطي مدى معين من الجهود الأزموزية (جهود مائية) ، حيث يحضر عادة مثل هذه المحاليل من السكروز والتي فيها بعض المحاليل أقل تركيز والبعض الآخر أكثر تركيزاً بالنسبة للخلايا المراد معاملتها . ثم توضع شرائط من الأنسجة النباتية ويفضل الأنسجة المحتوية على الأنثوثيانين في كل محلول على حدة وبعد فترة (حوالى ٣٠) دقيقة يتم فحصها تحت الميكروسكوب . وبفحص شرائط الأنسجة من المحاليل المختلفة سوف توضح بعضها أن جميع خلايا النسيج إما منتفخة (ممتلئة) ، أما في بعضها الآخر فسوف تكون معظم الخلايا تقريباً بلمزة (طبقاً لتركيز المحلول التى وضعت فيه) ، أما في بعضها الآخر فستكون حوالى ٥٠٪ من الخلايا في حالة بلمزة خفيفة ، وفي

(١) cryo كلمة يونانية تعنى البارد ،scopy كلمة يونانية تعنى الاخبار .

تلك الخلايا ذات البلزمة الخفيفة سيكون ضغط الامتلاء للخلية يساوى الصفر وأن الجهد الأزموزى لمحتوى الخلية يساوى الجهد المائى للخلية وللجهد المائى والجهد الأزموزى للمحلول الخارجى .

قياسات الجهد المائى Water Potential Measurements

الجهد المائى هو مجموع جميع الكميات الأزموزية ، وهو الأكثر شيوعاً فى تقدير الأزموزية فى النبات وأسهل الكميات الأزموزية قياساً . وسوف نتناول الآن أكثر الطرق المستخدمة شيوعاً لتقدير الجهد المائى لخلايا وأعضاء النبات .

الطريقة الحجمية Volume Method

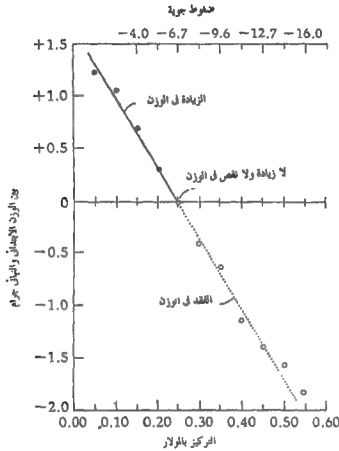
هذه الطريقة مبنية على التغيرات التى تحدث فى الاتجاه المستقيم للأنسجة عند وضعها فى محاليل ذات جهود أزموزية مختلفة . عند وضع المحاليل فى كأس ، فلا يوجد ضغط امتلاء لأن المحاليل غير « محبوسة » وبالتالى فإن $\psi_w = \psi_s$ ، وهذه الحالة لا تنطبق على الخلايا النباتية . وشرائط طولية من أنسجة الجذر أو الثمرة أو الورقة طولها يتراوح ما بين ٣ سم إلى ٤ سم ولها نفس العرض تقاس بدقة ثم توضع فى سلسلة متدرجة من التركيزات المختلفة من محاليل السكرز لمدة ساعة تقريباً ، ثم تُرفع من هذه المحاليل ويُعاد قياسها . والتغير فى الطول يمكن رسمه بالنسبة للجهد الأزموزى المعروف للمحلول . والجهد المائى للمحلول ($\psi_w = \psi_s + 0$) والذى فيه النسيج لا يتغير فى الطول هو نفسه مساوى للجهد المائى للنسيج ($\psi_w = \psi_s + ?$) .

الطريقة الثقالية « الوزنية » Gravimetric Method

هذه الطريقة التى تتشابه مع الطريقة الحجمية ، تشتمل على وضع النسيج النباتى السابق وزنه (لإسطوانات من درنات البطاطس على سبيل المثال) فى سلسلة متدرجة من محاليل السكرز ، أو مركب أزموتيكى osmoticum آخر (أى له نشاط أزموزى) عند جهد أزموزى معروف ($\psi_w = \psi_s + \psi_p; \psi_p = 0$) (أنظر شكل ٢ - ٨) .

تخضن العينات المحضرة من الأنسجة لمدة سبق تحديدها فى المحاليل ، ثم ترفع من المحاليل ويُعاد وزنها . والوزن الزيادة أو المفقود يُرسم على رسم يبانى بالنسبة للجهد المائى ($\psi_w = \psi_s$) لكل محلول . وعند توصيل تلك النقاط فإنها تقطع الإحداثى الأفقى

(إحداثى السينات) فى نقطة (نقطة الصفر) فإن ذلك يبين الجهد المائى للأُنسجة عند وزن الصفر (لا زيادة ولا نقصان) والجهد المائى للمحلول المناظر لنقطة التقابل يساوى ذلك للنسيج .



شكل ٢ - ٨ : النتائج المفترضة لقياسات الجهد المائى لاسطوانات البطاطس .

طريقة شارداكوف أو طريقة النقطة الساقطة

Chardakov's, or Falling Drop, Method

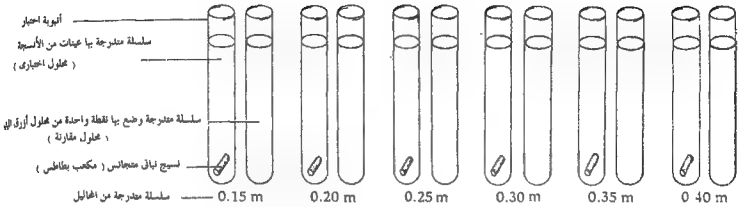
تحضر سلسلة متدرجة من محاليل السكر (تتراوح بين ١٥، إلى ٥٠، مولال بتزايد متصاعد ٥، ٠، مولال) . ثم يوضع كل تركيز فى أنبوتى إختبار فيصير لدينا سلسلتان متدرجتان (أنظر شكل ٢ - ٩) . فى إحدى السلسلتين يوضع النسيج النباتى المتجانس فى كل تركيز من هذه السلسلة وهى السلسلة الاختبارية ، أما السلسلة الثانية

المقابلة في تركيزاتها للسلسلة الأولى فيوضع بكل منها نقطة مخففة من صبغة أزرق الميثيلين (ولا يوضع بها أى نسيج نباتى) ثم ترج لمزج الصبغة بمحتوياتها من محلول السكرورز تلك الصبغة المضافة لا تغير كثيراً من الجهد الأزموزى (وتسمى تلك السلسلة بسلسلة المقارنة) .

تخضع سلسلة الاختبار المحتوية على النسيج النباتى لمدة ١٥ إلى ٣٠ دقيقة ثم يُنزع منها بعد ذلك النسيج النباتى ، ومدة التحضين هذه كافية لإحداث تغير فى المحلول الخارجى ولا يجب الوصول إلى حالة الاتزان . ثم تؤخذ نقطة من محلول المقارنة الذى يحتوى على صبغة أزرق الميثيلين وتوضع بهدوء شديد فى منتصف السلسلة الاختبارية فى التركيز المقابل لها من تلك السلسلة والمشابه لها قبل بداية التجربة . لو صعدت تلك النقطة إلى أعلى فى المحلول الاختبارى ، فهذا يعنى أن النقطة أخف والمحلول المحضن (الاختبارى) أكثر تركيزاً ، أى أن ماء هذا المحلول الخارجى قد دخل إلى الأنسجة النباتية تاركاً السكرورز الذى يزداد تركيزه بالطبع . وبالعكس لو أن تلك النقطة سقطت إلى أسفل قاع الأنبوبة فإن ذلك يدل على أن المحلول الاختبارى أخف ، أى أن ماء الأنسجة النباتية قد خرج إلى هذا المحلول مما أدى إلى تخفيف هذا المحلول . وفى هذه الحالة الأخيرة فإن الجهد المائى للمحلول الابتدائى يكون أكثر سالبية عن ذلك للنسيج ، وبالتالي لو أن كثافة النقطة من محلول المضاف إليه أزرق الميثيلين مشابهة للمحلول الاختبارى فإن النقطة لا تصعد ولا تسقط وإنما تظل فى مكانها ثم تنتشر فى نفس المكان الذى وضعت فيه . عند هذه النقطة (التى تُسمى بالنقطة اللاغية null point) فإن الجهد المائى للنسيج والمحلول الذى وضعت فيه متساويان .

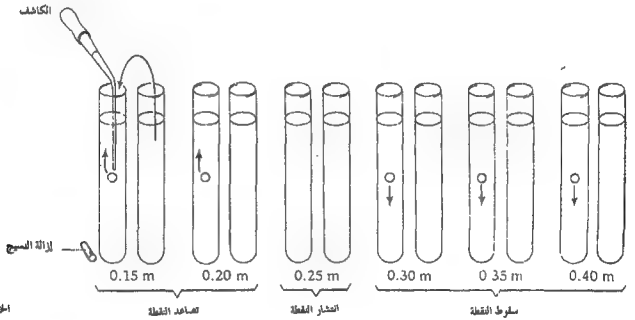
ومن الممكن تقدير التغير فى المحلول باستخدام الرفركتوميتر (طريقة الرفركتوميتر) بدلاً من نقطة السقوط . ويُستخدم الرفركتوميتر لقياس التغير المباشر فى التركيز الذى يحدث عقب عملية التحضين . وعدم التغير فى التركيز يدل بالطبع على أن المحلول له نفس الجهد المائى لذلك الذى يوجد فى خلايا الأنسجة . وهذه الطريقة بالطبع لا تحتاج إلى سلسلة المقارنة أى سلسلة المحاليل المضاف إليها أزرق الميثيلين . كما أن الخطأ التجريبى ودقة العمل بطريقة الرفركتوميتر أفضل بكثير عن طريقة النقطة الساقطة إلا أن الرفركتوميتر غير ميسور دائماً .

خطوة ١ - تحضير سلسلة الاختبارية والمقارنة



خطوة ٢ - تحطيم السلسلة لمدة ١٥ إلى ٣٠ دقيقة

خطوة ٣ - إزالة النسيج وإدخال النقطة إلى محلول الاختبار



الخطوة ٤ - لاحظ النتيجة



الاستنتاجات حول الجهد المائي الابتدائي

شكل ٢ - ٩ : طريقة شاردادكوف أو طريقة النقطة الساقطة . تصاعد النقطة في المحلول الكاشف يدل على أن المحلول الكاشف أصبح أكثر كثافة عن قربه . ينتشر الماء من المحلول إلى الأنسجة ، والتي كانت في البداية لها جهد مائي أكثر سالبية (ψ_s) . والعكس صحيح عند سقوط النقطة في المحلول الكاشف إلى أسفل الأنبوبة . وإنتشار النقطة في المحلول الكاشف دون تصاعد أو سقوط يدل على أنه لا يحدث تغير بالنسبة للماء داخل النسيج أو خارجه وبالتالي فإن الجهد المائي للنسيج مساوى للجهد المائي للمحلول .

طريقة الضغط البخارى (أو طريقة سيكروميتر الازدواج الحرارى)

Vapor Pressure (Thermocouple Psychrometer) Method

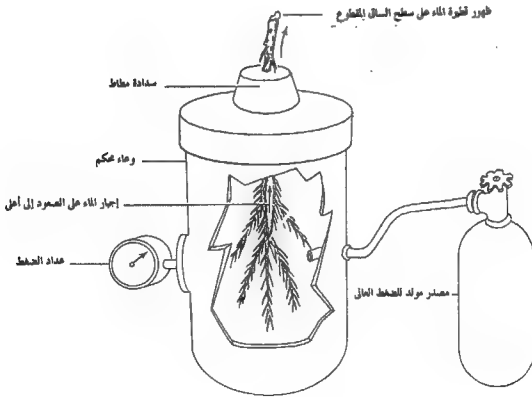
هذه الطريقة مبنية على أساس أن النسيج لا يحصل أو يفقد الماء إلى الجو عندما يكون الضغط البخارى للهواء مناظراً لجهد الماء فى النسيج . ومن الأجهزة الأكثر شيوعاً لقياس الرطوبة داخل الحجرات المغلقة التى تحتوى على إثنين من المزدوج الحرارى two thermocouple المتصلة . واحدة منها يُترك فى درجة حرارة الهواء فى الحجرة ، أما الآخر فيبرد بسرعة عندما يمر تيار ضعيف خلال الموصلين . وسوف تتكثف الرطوبة الموجودة فى هواء الحجرة على المزدوج الحرارى البارد . لذلك فسوف يعمل الانخفاض فى الرطوبة كعمل « الفقاعة المبتلة » "wet bulb" . والجهد المائى للهواء فى الحجرة يساوى الفرق بين درجة حرارة « الفقاعة المبتلة » وتلك للمزدوج الحرارى .

تنزع أقراص من الأوراق وتوضع فى حجرة الجهاز لمدة تقترب من ٢٠ دقيقة حتى الاتزان . ثم تقدر الرطوبة النسبية المتزنة مع الحجرة وتقدر درجة حرارة الغرفة وحرارة الفقاعة الجافة مطروحاً منها حرارة الفقاعة الرطبة وتسجل تلك النتائج . ثم تصحح النتائج إلى ٢٥° م ويقدر الجهد المائى من رسوم بيانية معيارية (من جداول المعايرة) والرسوم البيانية المعيارية لازمة لكل حجرة سيكروميترية وفى العادة تُجرى تلك الرسوم بأخذ قياسات للماء المقطر ، ١ مولال « ص كل » وكل قراءة تُعدّل إلى ٢٥° م وتوقع النتائج كقراءات بالميكروفولت على المحور الأفقى والجهد المائى على المحور الرأسى . وعلى سبيل المثال ، الماء المقطر يساوى صفر جهد مائى ، واحد مولال « ص كل » يساوى - ٤٦,٤ بارز عند درجة ٢٥° م .

قنبلة الضغط Pressure Bomb

قنبلة الضغط عبارة عن وسيلة تُستخدم لتقدير الإجهاد الرطوبى النباتى والجهد المائى لفرع نبات موزق ، وهى مبنية على الافتراض بأن عمود الماء فى النبات فى العادة يقع دائماً تحت إجهاد أو توتر وذلك بسبب الشد الناشئ عن التأثير الأزموزى (جهد مائى) لخلايا الأوراق النباتية (أنظر شكل ٢ - ١٠) . فلو أن التوتر عالى فإن الجهد المائى لخلايا الورقة سوف يكون سالباً للغاية . وعند قطع الساق يقطع معه عمود الماء ، وبسبب أن ذلك العمود يقع تحت إجهاد أو توتر فإنه يتراجع داخل أنسجة الفرع المقطوع فى اتجاه الأوراق . يوضع هذا الفرع المقطوع فى الحجرة (كما هو موضح

بالشكل) على أن يُطل طرفه المقطوع خارج الحجرة عن طريق السدادة . يزداد الضغط بالتدرج داخل الحجرة عن طريق مصدر مولد للضغط فينشأ عن ذلك ضغط داخل الحجرة وأيضاً حول أوراق الفرع بداخله وتعمل هذه القوة على دفع عمود الماء داخل الفرع إلى السطح المقطوع . يسجل الضغط بكل دقة في هذه الحالة أى عند وصول قطرة ماء على سطح الفرع المقطوع . والضغط اللازم لإجبار الماء للظهور على السطح المقطوع يساوى « الإجهاد أو التوتر » ولكن بعلاقة عكسية لعمود الماء عند زمن القطع . ولو أن ضغط منخفض كافى لإجبار الماء على الصعود على السطح المقطوع للفرع ، فإن الخلايا الحية خاصة الورقية لها جهد مائى سالب ضعيف ، والفرع يكون تحت إجهاد رطوبى منخفض نسبياً . ولكن إذا لزم ضغط عالى لإجبار الماء إلى الظهور على السطح المقطوع فإن الإجهاد الرطوبى يكون كبيراً نسبياً وذلك بسبب الجهود المائية السالبة جداً لخلايا الورقة .



شكل ٢ - ١٠ : قبلية الضغط تستخدم لقياس الجهود المائية أو الإجهاد الرطوبى الباقى . عند قطع فرع مورق فإن الماء الذى يكون تحت إجهاد أو توتر يتراجع من السطح المقطوع . والضغط اللازم لإجبار هذا الماء إلى الظهور على السطح المقطوع يساوى متوسط الجهود المائية للأوراق .

التشرب Imbibition

يُعتبر التشرب إحدى صور انتشار الماء في النبات ، وكما هو الحال في الأزموزية فإن التشرب يمكن إعتباره نوعاً خاصاً من الانتشار ، حيث أن محصلة تحرك الماء يكون على طول تدرج الانتشار ، إلا أنه في حالة التشرب توجد المواد الإدمصاصية . فعند وضع المادة الجافة للنبات في الماء فيظهر انتفاخ ملحوظ يأخذ طريقه وبالتالي زيادة في الحجم^(١) . والشخص الذى له خبرة يلاحظ ذلك أن حلق الباب أو الشباك (الحزام الخشبي المثبت في الحائط) الذى يوضع لفترة طويلة في جو مشبع بالرطوبة ، فالخشب الجاف عملياً يعتبر مادة مدمصة جيدة .

ويمكن أن ينشأ ضغط هائل لو أن المادة الإدمصاصية تُحبس داخل حيز ثم يسمح لها بتشرب الماء . فعلى سبيل المثال « خابور » الخشب الجاف الذى يوضع في حفر صغيرة الحجم بين الصخور في الجبال ثم يُسقى بالماء فينتج عن ذلك ضغط هائل يؤدي إلى تكسير الصخور . وفي الحقيقة هذه الصورة لتقطيع الأحجار كانت تُستخدم في الماضي^(٢)

العوامل اللازمة للتشرب Conditions Necessary for Imbibition

هناك حالتان لازمتان لكي يحدث التشرب : (١) تدرج الجهد المائي لا بد أن يقع بين سطح المادة الإدمصاصية والسائل المتشرب ، (٢) لا بد أن توجد قابلية امتزاجية certain affinity بين مكونات المادة الإدمصاصية والمادة المتشربة .

تظهر مواد النبات الجافة سلبية حادة جداً للجهد المائية . على سبيل المثال بعض البذور الجافة قد أظهرت جهد مائي يساوى - ٩٠٠ بارز ، وبالتالي عند وضع هذه المادة في ماء نقى فينشأ انحدار شديد في تدرج الجهد المائي ويتحرك الماء على أسطح المادة الإدمصاصية . وعند استمرار إدمصاص الماء يصبح الجهد المائي أقل سلبية حتى يتساوى ذلك في النهاية مع الماء الخارجى نظرياً ، وعند هذه النقطة ينشأ الاتزان ويتوقف التشرب وتحرك الماء من وإلى المادة الإدمصاصية يكون متساوياً في الكمية .

-
- (١) من أكبر الأمثلة على ذلك وضع البلور الجافة في ماء ليمضى انكماشها وتزداد في الحجم بظاهرة التشرب .
- (٢) هذه الطريقة استخدمها قدماء المصريين في تقطيع الصخور وهم أول الشعوب التي اكتشفت هذه الخاصية

والمادة الإدمصاصية لا يشترط تشربها لكل أنواع السوائل ، على سبيل المثال مواد النبات الجافة التي تُنقع في الإيثير لا تنتفخ بدرجة ملحوظة . إلا أن المطاط مع ذلك يتشرب الإيثير وينتفخ بدرجة ملحوظة عند وضعه فيه ، إلا أن المطاط لا يتشرب الماء . ومن الواضح أن هناك إرتباط implication والذي يعنى وجود قوى معينة جاذبة لا بد من وجودها بين مكونات المُتشرب والمُتشرب .

توجد كميات ملحوظة من المواد الغروية في كلتا الخلايا الحية والميتة النباتية (أنظر ملحق أ) ، فالبروتينات والبيتيدات العديدة غرويات محبة للماء - وهذا يعنى أن لها جذب شديد قوى للماء ، بالإضافة إلى احتواء الخلايا النباتية لكمية كبيرة من الكربوهيدرات في صورة سليولوز ونشا والتي إليها ينجذب الماء بشدة . إدمصاص الماء على أسطح تلك الغرويات المحبة للماء لها أهميتها الكبيرة لعملية التشرب . فالبنور التي تحتوى على مواد غروية عالية تكون مثلاً جيداً للمادة الإدمصاصية . وفى الحقيقة فإن الماء اللازم لإنبات البنور يتم خلال عملية التشرب . والجهد للنظم الحيوية يكون أكثر سالبة بوجود تلك الإدمصاصيات أو مواد الارتباط بالماء water-binding, materials . إلى تلك المواد أو إلى القوى التي تولدها فقد أُقترح « جهد الحشوة » (ψ_m) إلى potential . وفى تناول علاقة النبات بالماء فإن اصطلاح جهد الحشوة قد حل محل الاصطلاح القديم ضغط التشرب imbibition pressure وهو إلى حد ما نظير الجهد الأزموزى . وكما هو متوقع فإن الجهد المائى لمواد النبات الجفاف مثل البنور يكون سالباً تماماً .

جهد الحشوة Matric Potential

جهد الحشوة هو نظير للجهد الأزموزى من حيث أنه يعطى الجهد أقصى ضغط والذي تظهره المادة الإدمصاصية لو غُمست في الماء النقي (4) . والضغط الفعلى الذى يتولد عندما يتشرب الماء ربما يعتقد أنه مماثل لضغط الامتلاء (جهد الضغط Pressure potential) . ومع هذه الحقائق التى يجب أن تؤخذ فى الاعتبار يمكننا إستنتاج المعادلة التالية :

$$\psi_w = \psi_m + \psi_p$$

هذه المعادلة بالطبع مشابهة لتلك المستخدمة فى النظم الأزموزية ، حيث أن جهد الماء يساوى الجهد الأزموزى زائد (+) ضغط الإمتلاء . تذكر أن جهد الحشوة دائماً

سالب . ولا ينشأ ضغط إمتلاء عندما تكون المادة الإدمصاصية حرة والمعادلة السابقة تحت هذه الظروف يمكن تبسيطها إلى

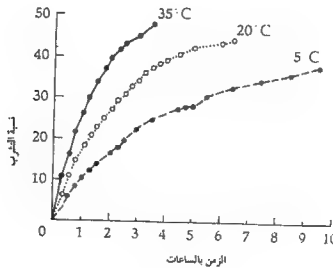
$$\psi_w = \psi_m$$

وجهد الحشوة للبذور الجافة هوائياً مثل الشبيط cocklebur ربما تقترب من - ١٠٠٠ بارز (5,6) . وبعد إنتهاء التشرب فإن الجهد المائي الخارجى والداخلى يكون صفر . إلا أننا إذا غمسنا بذور محتوية على ماء له جهد مائى = - ٥٠٠ بارز فى محلول ص كل له جهد أزموزى = - ٥٠ بارز (الجهد المائى يساوى - ٥٠ بارز) ، فإن الجهد المائى لماء البذور عند الاتزان سوف يكون - ٥٠ بارز ، وكما هو الحال فى النظم الأزموزية ، فإن الجهود المائية تميل للاتزان .

العوامل المؤثرة على معدل ومدى التشرب

Factors Affecting Rate and Extent of Imbibition

يتأثر معدل ومدى التشرب أساساً بالحرارة وبالجهود الأزموزية للمادة المتشربة . والحرارة لا تؤثر على كمية الماء التى تأخذها المادة الإدمصاصية ، ولكن لها تأثير محدد على معدل التشرب ، فزيادة درجة الحرارة تسبب زيادة فى معدل التشرب (أنظر شكل ٢ - ١١) .



شكل ٢ - ١١ : معدل التشرب لبذور الشبيط عند درجات الحرارة المختلفة .

تتأثر كل من كمية الماء المتشرب ومعدل التشرب بالجهد الأزموزي للمادة المتشربة . وإضافة المذاب للماء النقي يسبب سالبية أكثر للجهد المائي . هذه الإضافة لها تأثير مغير للتدرج في الجهد المائي بين ماء المحلول والمادة الإدمصاصية . تدرج الجهد المائي أقل إنحداراً عما إذا غُمست المادة الإدمصاصية في ماء نقي . وبالمثل النقص في تدرج الجهد المائي سوف يسبب نقص في المعدل الذي فيه يتشرب الماء ، وبالتالي الكمية المأخوذة من الماء . بعض البيانات التي حصل عليها (Schull (5) على تأثير الجهد الأزموزي في التشرب بواسطة بذور الشبيط الجافة هوائياً تُرى في جدول ٢ - ١ .

جدول ٢ - ١ : التشرب بواسطة بذور الشبيط الجافة هوائياً التي تتأثر بالجهود الأزموزية المختلفة .

مصدرها :

Schull, 1916. Measurement of the surface forces in solids. Bot. Gaz. 62:1.

الضغط الأزموزي (ضغط جوي)	الماء المتشرب بعد ٤٨ ساعة (% بالنسبة للوزن الجاف)	التركيز بالمولار
H ₂ O	51.58	0.0
0.1M NaCl	46.33	3.8
0.2M NaCl	45.52	7.6
0.3M NaCl	42.05	11.4
0.4M NaCl	40.27	15.2
0.5M NaCl	38.98	19.0
0.6M NaCl	35.18	22.8
0.7M NaCl	32.85	26.6
0.8M NaCl	31.12	30.4
0.9M NaCl	29.79	34.2
1.0M NaCl	26.73	38.0
2.0M NaCl	18.55	72.0
4.0M NaCl	11.76	130.0
Sat. NaCl	6.35	375.0
Sat. LiCl	-0.29	965.0

تغيرات الحجم والطاقة Volume and Energy Changes

نتيجة للتشرب تزداد حجم المادة الإدمصاصية . ومع ذلك فإن الحجم الكلي

للنظام (حجم الماء الذى تُغمس فيه المادة الإدمصاصية (+) حجم المادة الإدمصاصية) فى العادة يكون أقل بعد التشرب عنه قبل أن يبدأ التشرب . ويمكننا بسهولة ملاحظة هذه الحقيقة بوضع بذور جافة هوائياً فى مخبر مدرج محتوى على ماء ، ثم يُقرأ الحجم الإبتدائى ، ثم نقارنه بحجم النظام بعد إنتهاء التشرب والسبب فى هذا الاختلاف فى الحجم يرجع إلى أن جزيئات الماء تدمص على أسطح المادة الغروية الموجودة فى المادة الإدمصاصية وتلتصق بها بشدة . وبالتالى فإنهما يلتصقان مع بعضهما بشدة والنتيجة تكون نقص فى حجم النظام .

ونتيجة لضيق إدمصاص جزيئات الماء ، فإن بعض الطاقة الكينيتيكية المملوكة لهذه الجزيئات تفقد . هذا الفقد فى الطاقة يُرى فى النظام على هيئة حرارة . وبالتالى يوجد دائماً زيادة فى الحرارة نتيجة للتشرب .

أسئلة :

- ١ - ٢ ما هي الخواص الكيميائية لجزيئات الماء المستولة عن العديد إن لم يكن جميع الخواص الفيزيكية والكيميائية للماء ؟ إشرح .
- ٢ - ٢ بين خواص الماء وأهميتها للنباتات .
- ٣ - ٢ عرف المصطلحات التالية : المذاب ، المذيب ، التآين ، التشكك .
- ٤ - ٢ غشاء على صورة « صرة » مغلقة مُلئت بالكامل بمحلول ذى جهد أزموزى - ٢٧ بارز ثم غُمست فى محلول له جهد أزموزى - ٢١ بارز . إفرض أن الغشاء منفذ للماء فقط وأن الجهود الأزموزية لا تتغير بالأزموزية . ما الحال الذى يكون عليه : الجهد المائى للمحلول الداخلى عند الاتزان ؟ الجهد الأزموزى ؟ ضغط الامتلاء ؟ أجب عن نفس الأسئلة للمحلول الخارجى والذى له جهد أزموزى = - ١٦ بارز وآخر له جهد أزموزى - ٢٠ بارز .
- ٥ - ٢ ما هى الكمية الأزموزية الأكثر أهمية فى تحديد إتجاه الأزموزية ؟ إشرح .
- ٦ - ٢ اخلية أ لها جهد أزموزى - ١٥ بارز وغُمست فى محلول له جهد أزموزى - ١٠ بارز . اخلية ب لها جهد أزموزى - ٨ بارز غُمست فى محلول جهده الأزموزى - ٦ بارز . وثُركت كل من الخليتين للوصول إلى حالة الإتزان فى المحلول الذى غُمست فيه (لو فرض أن حجمها كبير) . ثم رُفعتا من المحلول وتم التصاقهما ببعض . ومع إفتراض عدم فقدهما للماء بالتبخير ، فى اى إتجاه ينتشر الماء ؟ لماذا ؟
- ٧ - ٢ لو أن محلول من NH_4Cl حُقن مباشرة إلى العصير الخلولى لخلية نباتية ، فإن العصير يصير أكثر حامضية ، إلا أن الخلية لو غُمست فى محلول NH_4Cl فإن العصير الخلولى يصير أكثر قاعدية . إشرح ذلك .
- ٨ - ٢ سلسلة من الخلايا كل منها له جهد أزموزى - ١٠ بارز ، وضعت بحيث غُمست اخلية الطرفية فى محلول له جهد أزموزى - ١٠ بارز والأخرى فى محلول له جهد أزموزى - ٨ بارز . وحجم هذه الخلايا كبير جداً بالنسبة لحجم الخلايا . وقد منع التبخر ، هل يحدث تحرك للماء ؟ إشرح .
- ٩ - ٢ خلية لها جهد أزموزى - ١٢ بارز . تبخر منها الماء حتى أن الجدار الخلولى قد إنكمش للدخول للدرجة أن الخلية عُرضت لإجهاد مقداره - ٤ بارز . ما هو الجهد المائى ، والجهد الأزموزى وضغط الإمتلاء للخلية ؟
- ١٠ - ٢ خلايا أ ، ب ، ج هم جهود أزموزية - ٧ ، و - ١١ ، و - ٥ بارز على التوالى ، جزء من الخلية السفلية ج غُمست فى محلول له جهد أزموزى - ٣ بارز وكانت جميع الخلايا الباقية بعيدة عن المحلول ، الذى كان حجمه كبير بالنسبة للخلايا

وقد منع التبخر من الخلايا . ما هو الجهد الأزموزى ، والجهد المائى ، وضغط الإمتلاء لكل خلية عند الاتزان ؟

٢ - ١١ لو غُمست جميع الخلايا الثلاث (فى السؤال ٢ - ١٠) فى محلول ما هو الجهد المائى ، والجهد الأزموزى ، وضغط الإمتلاء لكل خلية عند الاتزان ؟

٢ - ١٢ ما هو تأثير تحول النشا إلى سكر فى الخلية على جهدها المائى ؟ ما هو تأثير زيادة نفاذية الأغشية الخلوية للمذابات على جهدها المائى ؟ ما هو تأثير زيادة نفاذية الأغشية للماء على جهدها المائى ؟

قراءات مقترحة

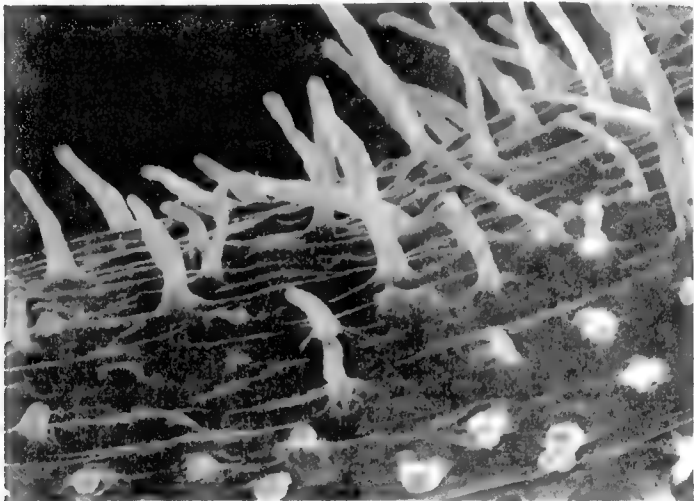
- Bewley, J.D. 1979. Physiological aspects of desiccation tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:195-238.
- Brown, R.W., and B.P. Van Haversen, eds. 1971. Psychrometry in water relations research. *Proceedings of the Symposium on Thermocouple Psychrometers*. Agr. Exp. Sta., Utah State University.
- Fischer, R.A., and N.C. Turner. 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29:277-317.
- Kozlowski, T.T., ed. 1968-1978. *Water Deficits and Plant Growth*. Vols. 1-5. New York: Academic Press.
- Meidner, H., and D.W. Sheriff. 1976. *Water and Plants*. New York: Wiley.
- Slatyer, R.O. 1967. *Plant-Water Relationship*. New York: Academic Press.
- Sutcliffe, J. 1968. *Plants and Water*. London: Edward Arnold.
- Weatherley, P.E. 1970. Some aspects of water relations. In R.D. Preston, ed., *Advances in Botanical Research*. New York: Academic Press.
- Wiebe, H.H. 1971. *Measurement of Plant and Soil Water Status*. Bull. 484. Agr. Exp. Sta., Utah State University.

الفصل الثالث



إمتصاص وانتقال الماء

Absorption and Translocation of Water



صورة الكترونية دقيقة مجسمة لشعيرات الفجل الجلدية (*Raphanus sativus*)

From J.N.A. Lott, 1976, A scanning Electron Microscope Study of Green Plants, St. Louis, Mo: Mosby.
J.N.A. Lott, McMaster University

مهداة من :



خلال دورة حياة النبات ، تُمتص كمية كبيرة من الماء باستمرار من التربة وتنتقل خلال النبات . إلا أن هذه الكمية الهائلة من الماء المُمتص تُفقد من النبات خلال النتح . إلا أن هناك كمية محدودة جداً من الماء تُستخدم في العمليات الفسيولوجية تبقى داخل النبات .

في هذا الفصل سوف ندرس امتصاص وانتقال الماء في النظام النباتي . ومن السهل تناول صعود الماء داخل العشبيات والشجيرات النباتية ، إلا أنه من الصعب شرح كيفية صعود الماء إلى قمم الأشجار العملاقة . وكما سنرى فإن عملية صعود الماء تعتمد على خواص الماء الالتصاقية adhesive والارتباطية cohesive والاختلاف في الجهود المائية من التربة إلى جميع الأوراق ثم إلى الجو . وبالرغم من أن الماء فيزيقياً ينتقل إلى أعلى الأشجار [في بعض الأحيان قد يصل الارتفاع إلى ٤٠٠ قدم] إلا أنه ينساب مع انحدار تدرج الطاقة . وتدرج جهد الماء يتأثر بالعديد من العوامل خاصة تلك الخاصة بالتربة والجو .

عوامل التربة المؤثرة في امتصاص الماء Soil Factors Affecting Absorption of Water

أهم عوامل التربة المؤثرة على امتصاص الماء هي الحرارة ، والجهد الأزموزي للمحلول ، والتهوية aeration ، وتركيز CO_2 ، وميسورية الماء availability of water . وبالرغم من أن الظروف الجوية ربما تؤثر أيضاً ، إلا أن ظروف التربة بصفة عامة هي العوامل المحددة في امتصاص الماء بواسطة الجذور .

الحرارة Temperature

حرارة التربة لها تأثير عميق على معدلات امتصاص الماء . ومنذ أكثر من مائتي عام فقد لوحظ أن النبات يمتص كمية قليلة من الماء عند درجات حرارة التربة المنخفضة ، إلا أن العلماء لم يفسروا هذه الظاهرة إلا حديثاً . يظهر أن التأثير المثبط لدرجة حرارة التربة المنخفضة على امتصاص الماء تظهر بطرق متعددة . عند درجات الحرارة المنخفضة فإن الماء يكون أكثر لزوجة ، ذلك العامل الذي يقلل من تحركه ، والسيتوبلازم أقل نفاذية للماء (39) ، ونمو الجذر يتوقف . والتأثير المرتبط لهذه العوامل يسبب نقص في امتصاص الماء عند درجات الحرارة المنخفضة .

يمكن ملاحظة وإدراك هذا التأثير المثبط في الصوب . لو وضعنا طبقة من الثلج الجروش على سطح التربة التي ينمو فيها نبات الكوليوس Coleus جيداً ولو أن جميع ظروف النتح

جيدة فإن النبات يذبل خلال ساعتين ، ولو أذبل الثلج فإن النبات يستعيد امتلاءه في خلال ساعة .

الجهد الأزموزى لمحلول التربة Osmotic Potential of Soil Solution

من المعروف أن امتصاص الماء يتم عن طريق تدرج الجهد المائى الذى يظهر بين محلول التربة والعصير الخلوى لخلايا الجذر ، ويمكننا تفهم لماذا الجهد الأزموزى (تركيز الملح) لمحلول التربة يلعب دوراً مهماً فى امتصاص الماء . فى الحقيقة لو أن الجهد المائى لمحلول التربة أكثر سالبية عن ذلك للعصير الخلوى لخلايا الجذر فإن الماء يتحرك من داخل النبات بدلاً من امتصاصه له .

بعض النباتات (النباتات التى تعيش فى المناطق الملحية halophytes) أكثر احتمالاً للتركيز العالى للأملح فى محلول التربة عن البعض الآخر . ويجب أن نذكر أن الجهد الأزموزى للعصير الخلوى للنباتات المقاومة للملوحة ربما تكون أكثر سالبية عن تلك التى توجد فى النباتات الأخرى .

التهوية Aeration

عند تشبع حقل الدخان بماء المطر ثم تعرضه لضوء الشمس الساطع ، فإن أوراق نبات الدخان فى كثير من الحالات تصبح فى حالة ذبول فى مدة وجيزة (26) . ويطلق مزارعو الدخان على هذه الظاهرة « الهدل » "flopping" . وظاهرة الهدل هذه لأوراق الدخان تكون أكثر شدة تحت ظروف الصرف الرديئة وتحدث نتيجة لإعاقة امتصاص النبات للماء نتيجة لإحلال الماء فى التربة محل الغازات الموجودة بها وبالتالي تعيش الجذور فى جو ردىء التهوية . وعندما يحدث النتج بمعدل عالى تحت ظروف سطوع ضوء الشمس فإن التأثير المشترك لمعدل زيادة معدل البخر وإعاقة امتصاص الماء يؤدىان إلى النقص الشديد للماء فى النبات water deficit .

كما أن نمو الجذور والتحولت الغذائية تعاق تحت ظروف نقص أوكسجين التربة . وبالرغم من أن منع وإعاقة نمو الجذر لا بد أن يكون له تأثير على امتصاص الماء تحت ظروف إطالة فترة عدم التهوية فإن التأثيرات السريعة لا بد أن تكون غير ذى قيمة . وبالرغم من أن نقص التحولات الغذائية فى الجذر ، وبالتالي قدرة الجذر على الحصول على الأملاح وتراكمها لا بد أن تؤثر على امتصاص الماء . تأثيراً معاكساً لانخفاض الأوكسجين على امتصاص الماء من المحتمل أيضاً حدوثه .

تركيز ك أ_٢ Concentration of Co₂

يبدو أن تراكُم ك أ_٢ في التربة ذو تأثير أكثر تشبيطاً على امتصاص الماء عن ذلك الذى يحدثه نقص الأوكسجين . كما يبدو أيضاً أن زيادة ك أ_٢ تسبب زيادة في لزوجة البروتوبلازم وبالتالي نقص في نفاذية الجدر للماء (34, 15) والتي تؤدي بالطبع إلى نقص امتصاص الماء . وجد كرامر وجاكسون (26) Kramer and Jackson أن نباتات عباد الشمس والطماطم تذبل بسرعة عندما يحل CO₂ محل هواء التربة أكثر منه عند إحلال التربة بالنترجين . بالرغم من أن زيادة تركيز ك أ_٢ في جو التربة له تأثير مثبط على امتصاص الماء إلا أن المعلومات المتاحة عن ذلك تعتبر قليلة . كما أنه من المستبعد أن يتراكم ك أ_٢ بتركيز سام في جو التربة تحت ظروف الحقل العادية .

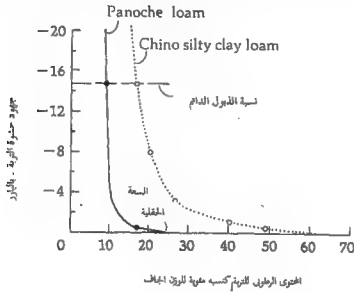
ميسورية الماء Availability of Water

ليس كل الماء الموجود في التربة في متناول النبات . ولما كان ماء التربة في المناطق نصف الرطبة حول المجموع الجذري يتناقص فإن امتصاص النبات للماء يصبح صعباً شيئاً فشيئاً والذي يرجع إلى نقص تدرج الانتشار . وأخيراً فإن العوامل الفيزيائية التي تربط الماء بالتربة تصبح أقوى من العوامل الفيزيائية التي تصاحب امتصاص النبات للماء .

وقبل أن نتناول علاقة النبات بالماء فلا بد من شرح الإصطلاحات التالية : « السعة الحقلية » "field capacity" ، و « نسبة الذبول الدائم » "permanent wilting" (PWP) percentage . الإجهاد الكلى لرطوبة التربة "total soil moisture stress" (TSMS) . وقد عرف كرامر (24) Kramer السعة الحقلية بأنها محتوى التربة للماء عقب توقف صرف الماء الزائد منها مباشرة والذي يحدث عقب تشبعها بالماء « أى بعد صرف الماء الزائد الذى يخضع لقوى الجاذبية الأرضية تاركاً الماء الذى يرتبط بالقوى الفيزيائية بجسيمات التربة » . أما « نسبة الذبول الدائم » فهي النسبة المئوية لماء التربة المتبقى عندما تظهر أوراق النباتات النامية أولى علامات الذبول الدائم (أى أنه ماء التربة الذى لا يستطيع النبات امتصاصه) . والذبول الدائم يعنى عدم قدرة الأوراق لاستعادة امتلائها عندما توضع في جوء مشبع بالماء .

وقد عرف وادلى وأيرز (46) Wadleigh and Ayers « الإجهاد الكلى لرطوبة التربة » بأنه مجموع الجهد الأزموزي لمحلول التربة والإجهاد الرطوبى لرطوبة التربة . ونحن نعنى بالإجهاد

الرطوبى للتربة تلك القوى التى تمسك الماء بالتربة وهى قوى : الجذب gravitational والإدمصاصية adsorptive والهيدروإستاتيكية hydrostatic^(١) . شكل ٣ - ١ يوضح السعة الحقلية ونسبة الذبول الدائمة للتربة الطينية Clay والتربة الطميية loam .



شكل ٣ - ١ : جهود الحشوة للتربة الرمل طميية sandy loam ، والطين طميية clay loam بالنسبة لاحتوائها

المائى

Data for Panoche loam from C.H. Wadleigh et al. 1946. U.S. Dept. Agr. Tech. Bull. 925; data for Chino loam from L.A. Richards and L.R. Weaver. 1944. J. Agr. Res. 69:215.

وقد أظهرت الأبحاث التى أجريت خلال مطلع القرن العشرين أن السعة الحقلية ونسبة الذبول الدائم يختلفان باختلاف أنواع التربة . فالتباين الشديد يمكن ملاحظته فى نوعى التربة الطينية والرملية ، فعلى سبيل المثال فالتربة الطينية ذات سعة حقلية عالية ونسبة ذبول عالية أيضاً بمقارنتها بالتربة الرملية . إلا أن العلماء يعتقدون أيضاً أن السعة الحقلية ونسبة الذبول هى من ثوابت رطوبة التربة لكل نوع من التربة . وبالرغم من أن هذه حقيقة لا تدع مجالاً للشك بالنسبة للسعة الحقلية إلا أنها محل جدال فى نسبة الذبول الدائمة . حيث أن نسبة الذبول الدائمة تختلف باختلاف النباتات المستخدمة . فقد أوضح سلاتير (36) Slatyer أن عوامل أزموزية النبات هى المحددة لنسبة الذبول الدائمة للتربة عن عوامل التربة نفسها فأوراق نباتات الرطوبة الوسطية (نصف الرطوبة mesophytic) لها جهد أزموزى يساوى - ٢٠ بارز بينما أوراق نباتات « الملوحة »^(٢) "halophytes" لها جهد أزموزى يزيد عن

(١) أى قوى اتزان الماء (السوائل) .

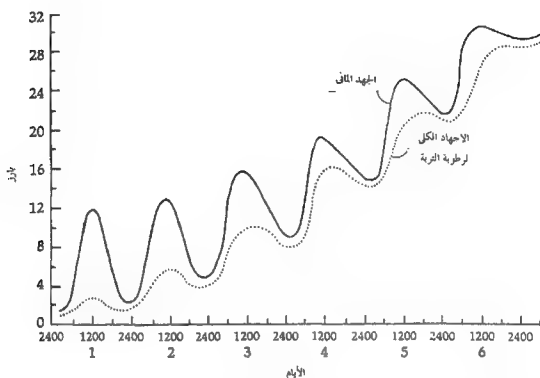
(٢) أى النباتات التى تعيش تحت ظروف ملوحة عالية .

- ٢٠٠ بارز (21) . وهذا الفرق الكبير في الجهود الأزموزية ما هو إلا دليل على الاختلاف الكبير بين قدرات مختلف النباتات لامتنصاص الماء من التربة . وبمعنى آخر فإن نسبة الذبول الدائمة للتربة تعتمد على علاقة النبات بالماء الداخلى والتي تتعلق على قدراته فى امتصاص الماء من التربة ولكن لا تعتمد نسبة الذبول الدائم كما كان يعتقد قديماً على ثابت نسبة الرطوبة أى أن هذه النسبة ليست ثابتة فى نوع تربة ما ولكنها تختلف فى نفس التربة باختلاف النباتات المستخدمة من حيث قدراتها على امتصاص الماء .

خلال النهار حيث ينضب الماء القريب من سطح الجذر ، فإن « الإجهاد الكلى لرطوبة التربة » يزداد (أنظر شكل ٣ - ٢) إلا أن هذا الإجهاد يتناقص خلال الليل (أى الشفاء الليلي) حيث يتحرك الماء من باقى أجزاء التربة البعيدة إلى سطح الجذر . والجهد المائى للنبات يتبع نفس الشيء فهو أكثر سالبية خلال النهار وأقل سالبية خلال الليل . إلا أن الجهد المائى للنبات يظل دائماً أكثر سالبية عن « الإجهاد الكلى لرطوبة التربة » هذا إذا ما قدر للماء فى الدخول إلى النبات عن خروجه منه . وعندما تجف التربة لبضعة أيام ، فإن الإجهاد الكلى لرطوبة التربة والجهد المائى للنبات يصححان بالتدرج أكثر سالبية .

وكما أمكننا أن نخمن بالتدرج الذى يظهر فى سالبية الجهود المائية أثناء النهار المعقوب بالتدرج الأقل أثناء الليل فإن ذلك يودى إلى نقص امتلاء الأوراق . وفى النهاية فإن النقطة قد وصلت إلى حد أن « الإجهاد الكلى لرطوبة التربة » قد وصل إلى مستوى يساوى فى مقدارها إلى الجهد الأزموزى لأوراق النبات (وقد افترضنا هذه عند - ١٤ بارز) . وشفاء الامتلاء عند هذا المستوى غير ممكن بسبب أن اتران جهد الماء والإجهاد الكلى لرطوبة التربة الموجودة أثناء الليل ما هو إلا الجهد المائى الذى يسمح فقط بضغط امتلاء يساوى صفراً . ويحدث عند هذه النقطة « نسبة الذبول الدائمة » ويمكننا إعادة تعريف نقطة الذبول حينئذ أنها كمية الماء الموجودة عندما يتزن كل من الجهد المائى للنبات مع الإجهاد الكلى لرطوبة التربة ، وعندما يكون ضغط امتلاء أوراق النبات يساوى صفراً . (37, 38)

وبالرغم من أن الماء لا يكون ميسوراً عندما يكون مستواه أعلى من السعة الحقلية أو أقل من نسبة الذبول الدائم ، إلا أن النبات ربما يستطيع امتصاص بعض الماء تحت هذه الظروف (20,36,37,38) . إلا أن نمو النبات يقل بشدة عند مستوى نسبة الذبول الدائمة ويموت خلال حدوث الجفاف ما لم يضاف الماء للتربة (وبالتالى إقلال « الإجهاد الكلى لرطوبة التربة ») .



شكل ٣ - ٢ : التغير اليومي في الجهد المائي للنبات والإجهاد الكلي لرطوبة التربة عندما تجف التربة بالتدريج بالنسبة للسعة الحقلية .

R.O. Slatyer, 1957. Bot. Rev. 23.585.

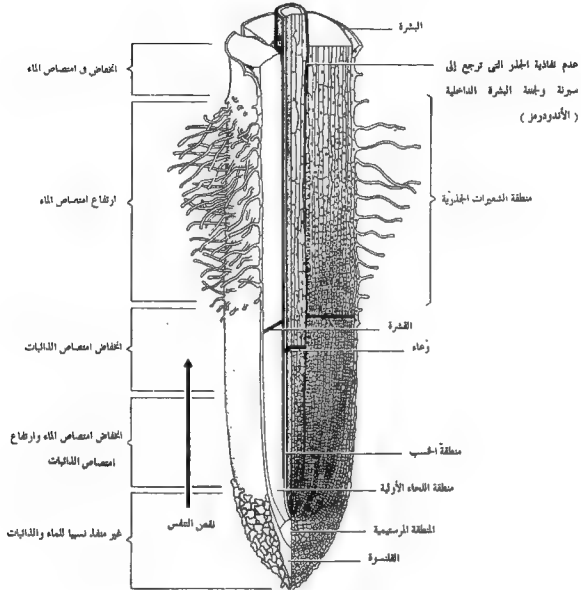
عن :

إمتصاص الماء Absorption of Water

تحت الظروف الطبيعية فإن الماء الممتص بواسطة النباتات الجذرية يتم عن طريق المجموع الجذري . وأكثر مناطق الجذر الحديث امتصاصاً للماء هي منطقة الشعيرات الجذرية - (أنظر شكل ٣ - ٣) . وينتشر الماء إلى الشعيرات الجذرية من الدرجة الأقل إلى الخلايا الأخرى للبشرة كنتيجة للتدرج في الجهد المائي . وكلما ظل الجهد المائي للعصير الخلوي لخلايا الجذر أكثر سالبة عن ذلك لمحلول التربة ، فإن الماء يستمر في الدخول إلى الخلية . والزيادة في تركيز المذيبات في الخلايا أو النقص في ضغط امتلائها سوف يسببان سالبة أكثر للجهد المائي الذي ينشأ في العصير الخلوي . ونتيجة لذلك فإن امتصاص الماء يزداد . وبالتالي فإن معظم الماء الممتص يحدث خلال وساطة الميكانيكيات الأزموزية .

ولما كان المجموع الجذري للنباتات المختلفة ربما يختلف اختلافاً كبيراً في المظهر وفي امتداده داخل التربة ، لذلك فلا يوجد أدنى شك في الاختلاف الشديد في قدرات الجذور على امتصاص الماء . بعض النباتات لها جذور تمتد عميقة داخل التربة ، والبعض الآخر

مجموع جذرى كثيف شبكى من تفرعات الجذور والتي لا تخترق بعمق ولكنها تغطى مساحة كبيرة من التربة السطحية غير العميقة .



شكل ٣ - ٣ : مناطق الجذر المشتركة في امتصاص الماء والناقلة له .

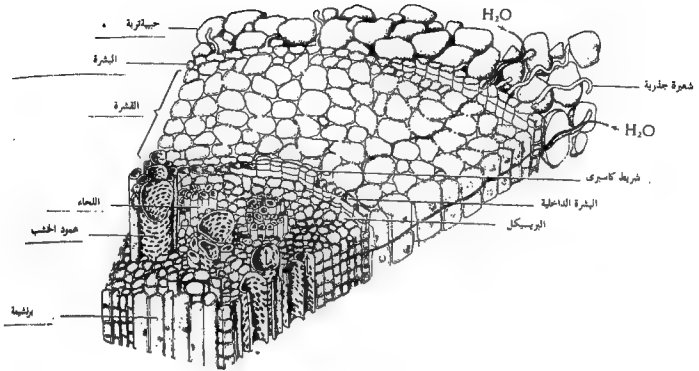
منطقة الشعيرات الجذرية هي المنطقة الجذرية التي يحدث خلالها معظم الماء الممتص - ومعنى آخر فهي المنطقة الأكثر نفاذية . والشعيرات الجذرية ذات تركيب رفيف وفي العادة ذات عمر قصير (تعيش لمدة أقل من يومين) . والشعيرات الجذرية الدائمة ، وهذه نادرة الحدوث ، يمكن ملاحظتها في بعض الأنواع النباتية (8) ، مثل هذه الشعيرات تتغلغل جذرها إلى حد ما تتلجن وتتسرين مع التقدم في العمر ، تلك العوامل التي تؤدي إلى تحديد قابليتها لامتصاص الماء .

وفي المجموع الجذرى النامى ، يوجد عدد كبير من القمم النامية ومن خلالها يتم إمتصاص الماء . وقمم الجذور هي مناطق النمو فى الجذر . وفى الأنسجة الأكبر عمراً للجذر يبضع ملليمترات من القمة فإن تغليظ ثانوى يحدث حيث ينبثق سبزة فى خلايا طبقة البيريدرم periderm ، حيث تُعاق الفاذية بهذه الطبقة ، وبالتالي فإن معظم المجموع الجذرى للنبات لا يستطيع إمتصاص الماء بكفاءة .

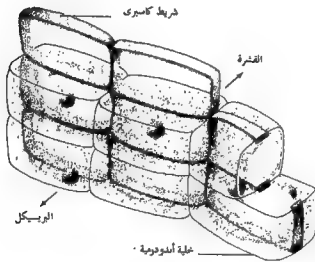
وبالرغم من أن معظم كفاءة إمتصاص الماء تأخذ طريقها عن طريق القمة غير المسبزة إلا أنه تحت ظروف معينة فإن كمية من الماء يمكن أن تمتص بواسطة المنطقة المسبزة للجذر (23) . والعديد من الباحثين (23) قد أوضحوا أن نسبة قليلة جداً فقط من المجموع الجذرى لأشجار معينة لا تتسبزن مما يجعلها تُمد بكمية كافية من الماء التى تحتاجه . وقد لاحظت (1) Addoms أن الجذور المسبزة لنبات الحور الأصفر (Liriodendron tulipifera) yellow poplar ، والصمغ الحلو (liquidambar styraciflua) sweet gum والصنوبر قصير الورق (Pinus echinate Mill) shortleaf pine تمتص محلول الصبغة . وقد أوضحت أنه توجد ثلاث فتحات لدخول الماء خلال الجذور المسبزة : العديسات ، والكسور حول الأفرع الجذرية breaks around branch roots ، والجروح wounds . والقدرة على امتصاص الماء بواسطة مناطق الجذور المسبزة للنباتات المختلفة من الممكن أنها ترجع للإمتداد الذى يمكن أن يمتد إليه التركيب التشريحي الذى يسمح بتكوين تلك الممرات التى تسمح بدخول الماء .

مسار تحرك الماء خلال الجذر Path of Water Movement Through Root

يُمتص الماء بواسطة الشعيرات الجذرية وخلايا البشرة الأخرى القريبة من منطقة الشعيرات الجذرية ثم يتحرك الماء من هذه الخلايا خلال أنسجة القشرة ، ثم إلى البشرة الداخلية (الأندودرمز) ثم إلى البريسكيل وفى النهاية إلى الخشب (أنظر شكل ٣ - ٤) . الكمية الكبرى من الماء الممتص بواسطة الشعيرات الجذرية تتحرك خلال جدر خلايا القشرة . وتحرك الماء خلال جدر خلايا البشرة الداخلية يمتنع لوجود شريط كاسبرى Casparian Strip ، شريط السوبرين على الأسطح الداخلية للجدر الأولية العرضية والشعاعية لخلايا البشرة الداخلية (أندودرمس) (شكل ٣ - ٥) . يتحرك الماء إلى خلايا البشرة الداخلية خلال التدرج الأزموزى إلى البريسكيل ثم إلى الخلايا الموصلة للخشب . نسيج الخشب للجذور يتصل مباشرة بنسيج الخشب فى الساق . ولذلك يتحرك الماء من الجذر إلى الساق .



شكل ٣ - ٤ : قطاع عرضي في الجذر خلال منطقة الشعيرات يبين مرور الماء من التربة إلى الخشب .



شكل ٣ - ٥ : البشرة الداخلية (الأندودرمز) وتنظم شريط كاسيري

نسيج الخشب تشريحياً Anatomy of Xylem Tissue

قد أدرك العلماء منذ أكثر من مائة عام أن نسيج الخشب هو النسيج الذى يمر فيه الماء وينتقل إلى أجزاء النبات المختلفة . ويكون نسيج الخشب العديد من الخلايا المتباينة ، الحى منها والغير حى . ومن هذه الخلايا عناصر القصيبات^(١) tracheary elements الأكثر سيادة والتي من خلالها ينتقل جميع الماء عملياً . كما يوجد فى نسيج الخشب أيضاً ألياف الخشب (sclerenchyma) والخلايا البرنشيمية الحية .

القصيبات والأوعية : Tracheids and Vessels

عناصر الأوعية والقصيبات هى تلك الخلايا الأكثر إشتراكاً فى نقل الماء (أنظر شكل ٣ - ٦) . كلاهما مستطيلتين تقريباً ولهما جدر ثانوية ملجننة ، وهما خلايا ميتة عند تمام نضجها واضطلاعهما بوظيفتهما ، وبالتالي ليس لهما بروتوبلازم داخل تجويف الخلية - مما يساعد على كفاءة نقل كميات كبيرة من الماء نسبياً . ومن مميزات عناصر الأوعية أن أطرافها مثقوبة ، إلا أن ذلك غير موجود فى القصيبات ، حيث أن القصيبات لها نقرحافية bordered pits . وفى عناصر القصيبات المتقدمة فى النضج فإن نهايات الجدر ربما تختفى بالكامل وبالتالي لا تترك شيئاً يعوق مرور الماء خلال الخلايا .

ولو أخذنا عدداً كبيراً من عناصر الأوعية ولصقنا نهايات بعضها ببعض فإننا نحصل على تركيب أنبوى طويل ، ذلك التركيب الناشئ من سلسلة التصاق عناصر الأوعية عن طريق نهايات جدرها يُسمى العمود الوعائى « أو الأنبوب الوعائى » أو عمود الخشب (أنظر شكل ٣ - ٧) . ذلك النسيج الوعائى من الخشب يكون شبكة من الأعمدة التى تمتد إلى جميع مناطق النبات وتعد جميع الخلايا الحية فى النبات باحتياجاتها المائية . هذه الشبكة لها أهميتها الكبرى للنبات ، ليس فقط من حيث استمرار الامتلاء ، ولكن أيضاً لازمة لانتقال المركبات الأخرى التى تُحمل من خلية إلى أخرى مع تحرك الماء (على سبيل المثال العناصر المعدنية الأساسية) .

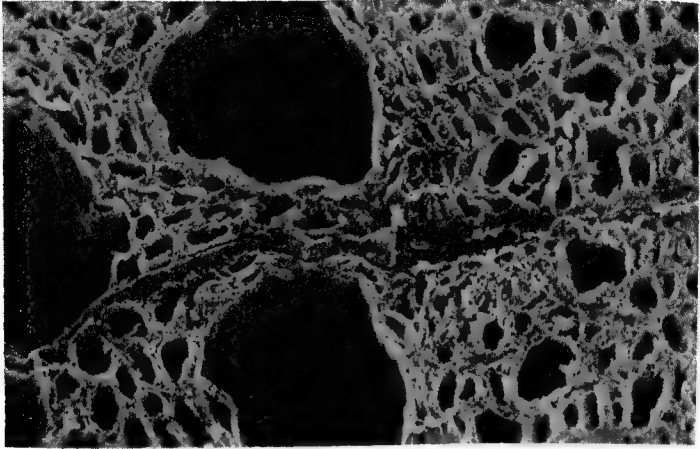
والنظام الوعائى هو النظام الأساسى لانتقال الماء فى النباتات الزهرية angiosperms . إلا أن الأوعية لا توجد فى المخروطيات Conifers والتى تكون فيها القصيبات الطريق الأساسى لانتقال الماء (أنظر شكل ٣ - ٨) . والقصيبات ما هى إلا خلايا طويلة

(١) يقصد بها عناصر الأوعية والقصيبات .

مغزلية الشكل ذات نهايات جذر منحدره وتلتحم تلك النهايات ببعضها البعض وأيضاً من خلال النقر الحافية لتكوين طريق مستمر لتحرك الماء . وانتقال الماء وتحركه في القصيبات يقابل بمقاومة أكثر بالمقارنة بالنظام الوعائى ، وبالرغم من ذلك فإن تدفق الماء لا يتوقف فى الأشجار العالية ، والعديد منها من الخروطيات وجميعها بالطبع لا يوجد بها أوعية . وفى شكل ٣ - ٨ نمو الخشب الثانوى واضح فى إنتاج الحلقات الحولية (الحلقات السنوية annual rings) ، والخشب الربيعى يتكون من حبيبات لها تجاويف كبيرة وجذر ثانوية رقيقة ، وبالعكس الخشب الصيفى يتميز بخلايا ذات تجاويف صغيرة وجذر ثانوية سميكة جداً . ونمو القصيبات يتأثر مباشرة بظروف النمو الموسمية ، خاصة ميسورية الماء للنبات .



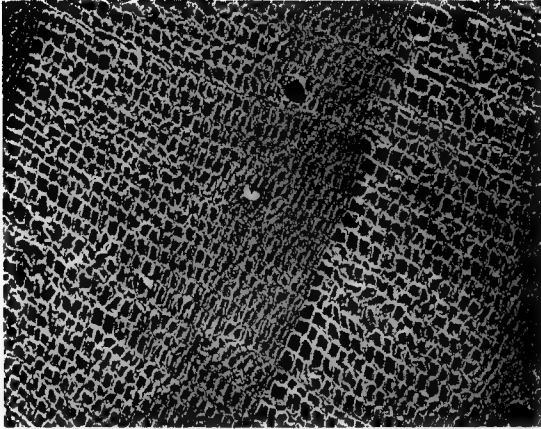
شكل ٣ - ٦ : عناصر الأوعية . والقصيبات . وألياف الخشب التى توجد فى نسيج الخشب .



شكل ٣ - ٧ : صورة الكترونية دقيقة مجسمة لخشب البلوط تبين الأوعية في الخشب العيفي والخشب الرهيي . الخشب الرهيي له أوعية ذات أقطار كبيرة .

J.N.A. Lott, 1976. A Scanning Electron Microscope Study of Green Plants. St. Louis, Mo.: Mosby. Courtesy of J.N.A. Lott, Mc Master University.

بالرغم من أن الأوعية والقصبيات تنظم في النبات في الإتجاه الرأسى على طول المحور الرأسى للنبات ، وبالطبع فإن الماء يتحرك بصورة أساسية في الإتجاه الرأسى ، إلا أن تحرك الماء يمكن أن يكون عرضياً . فالعديد من النقر التي يمكن للماء أن يتحرك خلالها خارج الجدر الجانبية لعناصر الأوعية والقصبيات . وحيث أن الخلايا ترقد فوق بعضها البعض بصفة عامة ، فإن النقر توجد في ازدواج ولذلك تُسمى بالنقر الزوجية pit pairs . ولما كانت تلك النقر توجد متجاورة لبعضها البعض فإن الماء يمكن أن يمر من خلية إلى أخرى جانبياً . ولما كانت تلك النقر الزوجية يمكن أن تحدث بين عنصرين وعائيين ، وأيضاً بين قصبتين ، أو بين القصبية وعنصر وعائى ، كما يحدث بين القصبيات أو عنصر وعائى والخلايا البرنسيمية الحية ، وهكذا بالتالى يمكن للماء أن يتوزع بسهولة خلال جميع الأنسجة في النبات .



شكل ٣ - ٨ : صورة إلكترونية مجسمة دقيقة لترب دوجلاس (Douglas fir (Pseudotsuga menziesii) الخشب الثانوي واضح في الحلقة السنوية (الحولية) . الخشب الربيعي يحتوي على تجويف كبير وجدار ثانوي رقيق الخشب الصيفي يتكون من قصيبات ذات تجويف صغير وجدار ثانوي سميك . لاحظ عمود الراتنج والشعاع .
J.N.A. Lott, 1976. A Scanning Electron Microscope Study of Green Plants. St. Louis, Mo.: عن Mosby. Courtesy of J.N.A. Lott, Mc Master University.

ألياف الخشب Xylem Fibers :

ألياف الخشب هي خلايا طويلة رقيقة مستدقة لها جدر سميك جداً مللجنة وتموت عند النضج . والوظيفة الأولى لألياف الخشب هي الدعامة support وقد يكون من المشكوك فيه أنها تدخل في نقل أى كمية من الماء خلال هذه الخلايا . ومع ذلك فمن المحتمل أن يمر بعض الماء خلال ألياف الخشب حيث أنها ملتصقة ببعضها البعض ومع القصيبات وعناصر الأوعية من خلال النقر الزوجية .

برنشيمة الخشب Xylem parenchyma :

ربما توجد الخلايا البرنشيمية الحية مبعثرة في الخلايا الموصلة أو كمكون لشعاع الخشب Xylem rays ولذلك تنسب إلى هذه الخلايا وتسمى ببرنشيمة الخشب أو

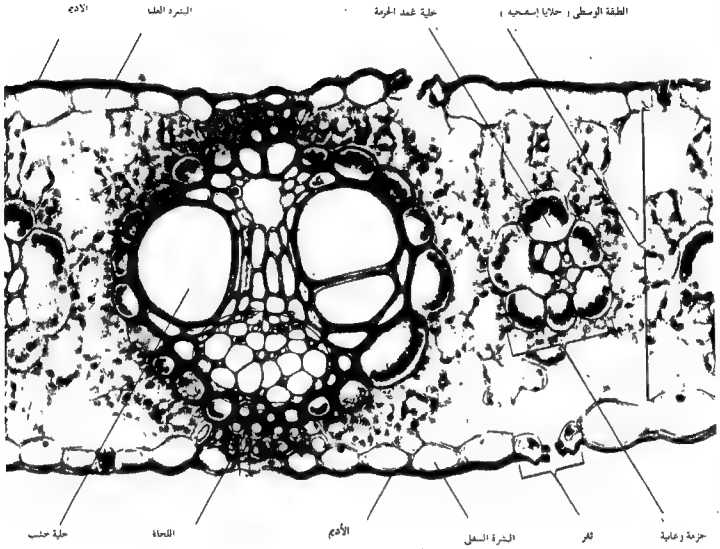
البرنشيمة الشعاعية . ومن المرجح أن تكون وظيفة برنشيمة الخشب هي اختزان الغذاء ، حيث يترآكم النشا في اتجاه نهاية موسم النمو ثم يتناقص أو يختفى خلال النشاط الكيميوي وخلال موسم النمو الزهرى (14) . وأشعة الخشب البرنشيمية تسهل كثيراً من الانتقال الجانبى للماء والمغذيات . والخلايا البرنشيمية للخشب ربما يكون لها دور حيوى كبير في انتقال الماء . وسوف نشرح في هذا الفصل هذا الموضوع بشئ من التفصيل .

طريق انتقال الماء في الورقة Path of Water Movement in leaf

يتشعب الخشب ثم يتشعب عدة مرات لتكوين شبكة معقدة من الأنسجة الموصلة للماء والتي تنتهى أخيراً في العروق الدقيقة (أو الحزم الوعائية vascular bundles) للورقة (أنظر شكل ٣ - ٩) . وكما سنشرح فيما بعد فإن خلايا غمد الحزمة الوعائية bundle sheath cells تحيط بالحزم الوعائية كصفه مميزة للنباتات رباعية الكربون (C_4) وهى هامة في تثبيت CO_2 . كما تختلف نباتات الفلقة الواحدة عن ذوات الفلقتين في تركيب الطبقة الوسطية (الميزوفيل mesophyll) ، حيث تتكون هذه الطبقة في ذوات الفلقتين من خلايا برنشيمية عمادية (palisade parenchyma) والبرنشيمة الإسفنجية (spongy parenchyma) ، أما أوراق ذوات الفلقة الواحدة فلا تظهر بها تلك الاختلافات البيئية في حجم وشكل خلايا الميزوفيل . يتحرك الماء من قصيبات عروق الورقة إلى خلايا الميزوفيل حيث يستخدم نسبة قليلة منه بواسطة الخلايا أما النسبة الكبرى منه فتتبخر على صورة بخار ماء من أسطح خلايا الميزوفيل إلى المسافات بين الخلوية (المسافات البيئية) . نسبة كبيرة من بخار الماء هذا « يهرب » من الحجرة تحت الثغرية ثم من الثغر إلى الجو المحيط كنتيجة للإحدار الشديد في تدرج بخار الماء (أنظر شكل ٣ - ١٠) .

وفي النباتات السريعة النتح فإن أوعية الخشب والقصيبات تكون بصفة عامة تحت ظروف سالبيه الضغط negative pressure ، أو تحت شد وإجهاد وتوتر . وبالرغم من أن معدل النتح يكون في العادة مساوياً لمعدل الإمتصاص ، كما يدل شكل ٣ - ١١ ، إلا أنه تحت ظروف متباينة فإن النتح يمكن أن يتجاوز الإمتصاص . وقوى « الشفط » suction force تحدث بواسطة التحرك السريع لأعمدة الماء ، والتي تنتقل من الجذر والذي بدوره يجذب من التربة بواسطة الجذر . ويصبح الجهد المائى للعصير الخلوى أكثر سالبيه حينما

(١) بالطبع كل من الخلايا العمادية والإسفنجية تحوى على بلاستيدات خضراء .



شكل ٣ - ٩ : قطاع عرضي لورقة ذات فلق واحدة - الذرة (Zen mays) . لاحظ الخزعة الوعائية المغلقة المحاطة بخلايا غمد الخوصة الكبيرة .

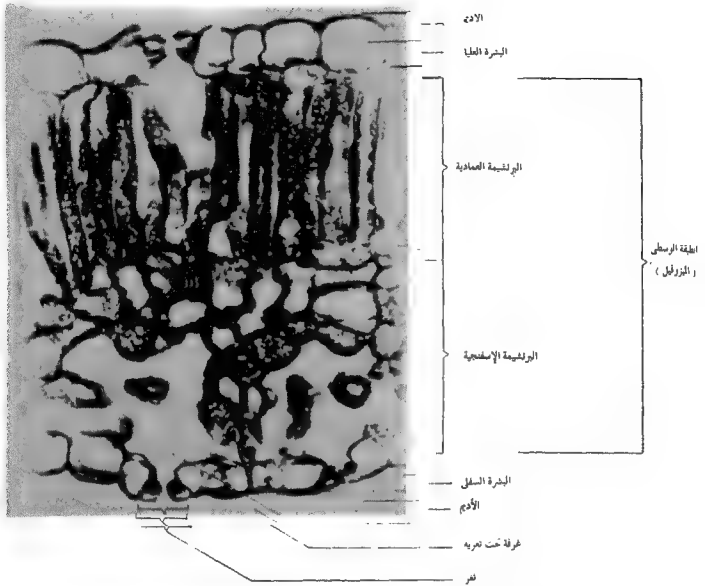
C.J. Hillson, The Pennsylvania State University.

مهداة من :

يخضع لزيادة سلبية الضغط (التوتر أو الإجهاد) ، وربما يمكن توضيح هذه العلاقة بالمعادلة التالية :

$$\psi_w = \psi_s + (-\psi_p)$$

والنتيجة الطبيعية لزيادة سلبية الجهد المائي هي زيادة امتصاص الماء .

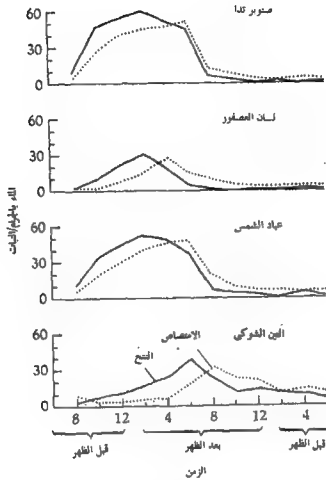


شكل ٣ - ١٠ : قطاع عرضي في ورقة ذات فلقين .

C.J. Hillson, The Pennsylvania State University.

مهداة من :

يحدث امتصاص الماء بالطريقة التي شرحت كنتيجة لنشاط النتح (transpiration) في المجموع الخضري ، والجذر يعمل كعضو ماص (كسطح ماص) . هذه الظاهرة قد أيدت بوضوح بالحقيقة حيث أن المجموع الخضري يمكنه امتصاص الماء خلال الجنذور الميتة وربما في الحقيقة يحصل عليه بمعدل أسرع . أيضاً مقاومة الحصول على الماء بالجنذور الحية ربما ترجع إلى الخلايا الحية للجذر (24) .



شكل ٣ - ١١ : معدلات النتح والامتصاص (جرام/نبات) في صنوبر تدا Loblofly pine ^(١) ، ولسان العصفور Ash ^(٢) وعباد الشمس sunflower ^(٣) ، وألين الشوكي ^(٤) (Opuntia) في يوم صيفي حار صاى .
P.J. Kramer.1937. Am. J. Bot. 24.10. عن :

إمتصاص الماء بواسطة أجزاء النبات الهوائية

Parts of Plant

إمتصاص الماء على صورتيه السائلة والبخارية تحدث بدرجة محدودة بواسطة الأجزاء الهوائية لمعظم النباتات . والدرجة التي يمتد إليها حدوث هذه الظاهرة ربما تتوقف على الجهد المائي لخلايا الورقة ونفاذية طبقة الأديم cutin layer (17) . على سبيل المثال قد وجد كل من روبرتس وسوثويك وبالميتز 33 Roberts, Southwick and Palmiter أن طبقة الأديم على أوراق تفاح مكنيتوش McIntosh غير مستمرة ولكنها توجد في صفائح متوازية مع الجدر الخارجية للبشرة^(٥) . كما وجدوا خلال هذه الطبقات المبعثرة من الأديم طبقات متوازية لمواد

(١) الإسم العلمي لهذا النبات هو (pinus taeda) ، (٢) Fraxinus Spp (٣) Helianthus annuus

(٤) يتبع العائلة Cactaceae (٥) أى لا تكون طبقة متصلة ولكنها في صورة صفائح مبعثرة على سطح الورقة .

بكتينية pectinaceous material ذات قدرات امتصاص مائية جيدة . هذه المادة لا تتخلل فقط طبقة الأديم عند أسطح الورقة ولكنها تمتد رأسياً إلى امتداد التعريق داخل الورقة (أى تتخلل الأنسجة الداخلية للورقة) . لذلك فهي تكون ممر مستمر للماء من سطح الورقة إلى النسيج الوعائى . وبكل وضوح فإن نفاذية طبقة الأديم لورقة مكنتوش للماء هى بالطبع

يعتقد بعض الباحثين أن الماء الممتص بواسطة الأوراق يمكن أن ينتقل في الاتجاه العكسى خلال النبات ويمكن أن ينتشر الماء من خلال الجذر إلى التربة . فقد أوضحت الدراسات التي قام بها كل من بريزيل Breazeale بمفرده أو مع مك جورج Mc George (4,5,6,7) أن كلاً من نباتات الطماطم والذرة تستطيع أن تحرك الماء الممتص عن طريق الأوراق في الاتجاه العكسى إلى التربة . هذا الاتجاه يمكن أن يحدث بالطبع وفقط عن طريق تدرج الجهد المائى المحبذ لهذا التحرك في هذا الاتجاه ^(١).

نظام المكون غير الحى ، ونظام المكون الحى (الأبوبلاست والسيمبلاست)

Apoplast and Symplast

أول من أطلق هذين الاصطلاحين هو منخ Münch(30) في دراساته على انسياب الماء والمحلول في النبات . وقد وجد علماء النبات المعصرين أن هذين الإصطلاحين مناسبان لشرح مرور وامتصاص وانتقال الماء والمحلول . وقد ذكرنا بالشرح أن الماء يمكن أن ينتقل عبر قشرة الجذر خلال نظام ارتباط الجدر الخلوية interconnecting cell walls وعبر المسافات بين الخلوية (المسافات البينية) قبل وصوله إلى شريط كاسبرى لجدر البشرة الداخلية (الأندودرمز) . ومن خلال الأندودرم والبريسيككل فإن الماء يبلل بالتالى جدر خلايا الخشب . وقد أطلق منخ Münch على الاتصال والاستمرارية الغير حية ^(٢) والتي تتضمن جميع الخلايا غير الحية وجدر خلايا الخشب إصطلاح أبوبلاست ^(٣) apoplast ، وبالتالي فقد اعتبر العلماء أن أبوبلاست apoplast ذلك النظام الذى يتضمن جميع الخلايا غير الحية وجميع الجدر والمسافات بين الخلوية في الجذر والمجموع الخضرى (السيقان والأوراق) التى ينتقل عن طريقها الماء والذائبات . وبكل وضوح ولما كانت الخلايا الحية لا يشملها انتقال الماء بهذا النظام لذلك فلا يرجع ذلك الانتقال إلى فعل الأرموزية المباشرة

(١) أى الاتجاه العكس من الأوراق ثم إلى الساق ثم إلى الجذر ثم إلى التربة .

(٢) المقصود بها هنا هو إستمرارية واتصال الماء عبر تلك الأجزاء غير الحية .

(٣) (apo تعنى بدون) و plast . المكون (أو الصورة)

ولكن يرجع ذلك إلى الفعل الشعري capillary action أو كما في الذائبات إلى الانتشار الحر .

تحرك الماء والذائبات إلى الخلايا الحية للنبات ترجع إلى الأزموزية (الماء) ، والانتشار الحر (الامتصاص السلبي للذائبات) أو الامتصاص النشط (الذائبات) . هذا الإستمرار الاتصالي الحي living continuum في النبات يشمل البلازمودزماتا والعناصر التي تتخلل الغشاء السيتوبلازمي ، قد أطلق عليها منخ Munch السمبلاست Symplast ، هذا وسوف نتناول هذين النظامين في الفصول القادمة التي تتناول امتصاص العناصر .

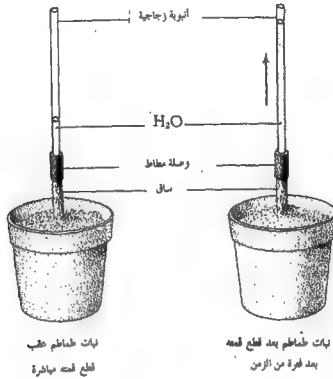
الماء الذي يمتص ينتقل من التربة إلى داخل النبات على طول تزايد سالبيه تدرج الجهد الأزموزي - أى أن الماء ينتقل خلال بشرة وقشرة الجذر ثم إلى أعمدة الخشب بسبب زيادة تدرج الطاقة التي تظهر وتولد بواسطة وكنتيجة التركيز النسبي للمذاب . وربما ننعجب ، عن كيفية ازدياد محتوى الخلايا الداخلية من الملح عن الخلايا الخارجية للجذر . إمتصاص وتراكم الملح بواسطة خلايا الجذر يحتاج إلى طاقة أيضية (أنظر الفصل السادس) . وقد اقترحت نظرية كرافت وبروير (9) Crafts and Broyer أن هناك نقص في كل من O_2 وتدرج الطاقة وهناك زيادة في تدرج CO_2 من القشرة إلى الأوعية stele (الخلايا الناقلة) . حينئذ لابد أن يكون النشاط الأيضي في أقل مستوى في الخلايا الداخلية في منطقة أعمدة الخشب . ولما كان هناك احتياج للطاقة لتساعد على تراكم وجذب الملح ضد تدرج التركيز لذلك فإن الخلايا الموصلة على النقيض من خلايا القشرة التي تفضل فقد الذائب إلى أعلى . ولما كان الانتشار العكسي خلال شريط كاسبرى المانع من المستحيل ، لذلك فهناك فقد في اتجاه واحد للملح إلى تجويف خلايا الخشب . ولا بد للماء أيضاً أن يسلك هذا الطريق في مروره في اتجاه واحد ولا بد أن ينتشر من محلول التربة ذا الجهد الأزموزي الأقل سالبيه إلى العصير ذا الجهد الأزموزي الأكثر سالبيه في أعمدة الخشب للإسطوانة الوعائية .

إنتقال الماء Translocation of Water

الضغط الجذري Root Pressure

جذوع الأشجار المتبقية بعد قطع مجموعها الخضرى وكذلك سيقان العشبيات المقطوع قممها الخضرية والمتصلة بالجذور عادة ما تعطى مظهراً مرئياً للضغط الجذري . وربما نلاحظ عصير الخشب تحت تأثير هذا الضغط خارجاً من النهايات المقطوعة والمتبقية من تلك الجذوع . لو قطع نبات طماطم مروي جيداً ووضع على الجذع المتبقى أنبوبة مطاط محكمة التثبيت ووضع في نهايتها أنبوبة زجاجية محتوية على

بعض الماء ثم نضع علامة على مستوى سطح الماء في هذه الأنبوبة الزجاجية وتركها فترة من الزمن نلاحظ بعدها ارتفاع مستوى سطح الماء في تلك الأنبوبة . شكل ٣ - ١٢ يوضح أن الماء يدفع إلى أعلى في الأنبوبة الزجاجية .



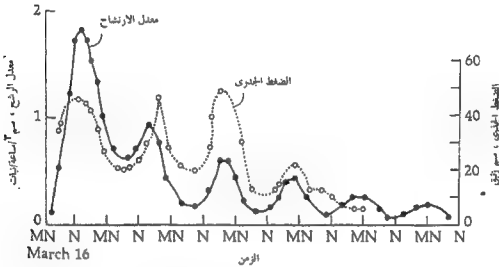
شكل ٣ - ١٢ : إثبات وإظهار الضغط الجذري . لاحظ ارتفاع السائل (سوائل مرتشعة) في الأنبوبة الزجاجية .

وقد عرف ستوكنج (40) Stocking الضغط الجذري بأنه الضغط الذي ينشأ في عناصر القصيبات للخشب والذي ينتج من النشاط الأيضي للجذور ، وبالتالي يوصف الضغط الجذري بأنه عملية نشطة . وتحرك الماء إلى الساق نتيجة للضغط الجذري يرجع إلى الميكانيكيات الأزموزية التي تتولد كنتيجة للإمتصاص النشط للملح بواسطة الجذور .

الضغط الجذري والذي ينشأ نتيجة تراكُم الذائب في أعمدة الخشب ، يظهر أنه يتأثر بالعوامل التي تؤثر أيضاً على التنفس (على سبيل المثال الإجهاد الأوكسجيني oxygen tension) والأكسين (auxin) ومثبطات التنفس (narcotics) (inhibitors) . وقد لاحظ العديد من الباحثين (18, 19, 35, 45) تقلب يومى ذاتى

an autonomic diurnal fluctuation في الارتشاح الناشئ عن الضغط الجذري . شكل ٣ - ١٣ يوضح مثلاً عن طبيعة الإيقاع للضغط الجذري الإرتشاهي (exudations) . لاحظ الارتباط الشديد بين دورية الضغط الجذري ومعدل الارتشاح والذي يمكن أن يعرف بأنه السرعة النسبية لانطلاق السائل عند السطح المقطوع للساق .

عند نزع قمم نباتات الطماطم وترك جزء من الساق متبقية مع الجذور ثم غمست تلك الجذور في محاليل ذات تركيزات مختلفة من الملح فإن تلك المعاملات تظهر معدلات ارتشاح مختلفة (2) ، حيث ينتج معدل ارتشاح منخفض عند وضع الجذور في محاليل من الملح منخفضة التركيز .



شكل ٣ - ١٣ : القلب اليومي في معدل الارتشاح والضغط الجذري لنباتات عباد الشمس مقطوعة القمة .
عن : Y.Vaadia 1961. Physiol. Plant. 13:701.

وقد اقترح فاديا (45) Vaadia أن التقلب اليومي في معدلات الإرتشاح تكون بسبب الانتقال الدوري للملح إلى الخشب ؛ وبكل وضوح هذه لابد أن تسبب دورية في عظم الجهد الأزموزي لأعمدة الخشب ، والتي لابد أن يكون لها تأثير على التغير في معدل امتصاص الماء بالنسبة للتغير في تدرج الجهود الأزموزية .

لابد أن ننوه هنا أن امتصاص الماء بهذا الأسلوب لا يحتاج إلى بذل طاقة مباشرة ، والطاقة التي تبذل هنا هي في امتصاص وتراكم الأملاح ، إلا أن الجهد المائي هو القوة الدافعة المسئولة عن امتصاص الماء .

حاول بعض الباحثين الأوائل في شرح وتوضيح صعود الماء في النبات بأنه نتيجة

الضغط الجذرى . إلا أن العلماء يعتقدون في أن عظم هذا الضغط غير كاف لدفع الماء إلى الإرتفاعات الشاهقة في معظم الأشجار . وبالرغم من أن الباحثين قد لاحظوا قيماً أكثر من ٦ ضغط جوى (48) ، إلا أن الضغوط الجذرية الأعلى من ٢ ضغط جوى نادراً ما يتم الحصول عليها . وفي الحقيقة فإن الضغط الجذرى تحت أى قيم غائب بالكامل في المخروطيات التى تضم أعلى الأشجار العملاقة . بالإضافة فإن تقدير قابلية الضغط في دفع الماء إلى الإرتفاع المناسب لا يأخذ في الحسبان مقاومة الإحتكاك في مرور الماء خلال أعمدة الخشب .

سبب آخر عن احتمال عدم كون الضغط الجذرى هو العامل الأساسى في صعود الماء في النبات هو أن معدلات الإرتشاح exudation تكون في العادة أبطأ عن المعدلات العادية للنتح . وأيضاً عصير الخشب تحت الظروف العادية يكون بصفة عامة تحت إجهاد وتوتر وجذب بدلاً من الضغط ، تلك الملاحظة التى حسمت التضارب في أن الضغط الجذرى ليس العامل الأساسى الهام في انتقال الماء . ومع ذلك يجدر بنا أن ننوه هنا أنه عندما تكون ظروف النتح ضعيفة ، ربما يكون الضغط الجذرى هو العامل الهام في تحرك الماء . في بعض النباتات يفقد الماء على الصورة السائلة ، كما هو الحال في الإدماع guttation ، تلك الظاهرة التى تتسبب عن الضغط الجذرى ، والتى غالباً ما تلاحظ تحت الظروف الغير مُشجعة للنتح^(١) .

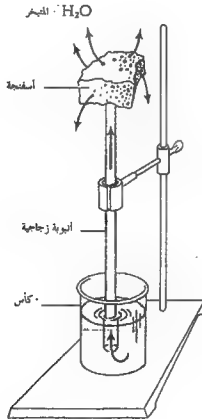
النظرية الحيوية Vital Theory

إعتقد الباحثون الأوائل أن صعود الماء في النبات يقع تحت تأثير « الأنشطة الحيوية » « vital activities » في الساق . هذا الإعتقاد بنى على أساس أن الخلايا الحية توجد في أنسجة الخشب (برنشيمة الخشب وخلايا الخشب الشعاعية) كحقيقة واقعة . إلا أن التجارب التى أجراها (41,42) سترسبرجر Strasburger وآخرون أدت إلى استبعاد النظرية الحيوية لانتقال الماء بواسطة علماء النبات المعاصرين . على سبيل المثال وجد سترسبرجر Strasburger أن السيقان التى قتلت خلاياها الحية بواسطة امتصاص السموم مازالت قادرة على نقل الماء .

(١) أى عند غلق الغور ليلاً في الليالى الدافئة .

نظرية الشد المتناسك Cohesion- Tension Theory

لو أحضرنا أنبوبة زجاجية طويلة مفتوحة الطرفين ومُلئت بالماء ثم ثُبِتت على طرفها العلوى إسفنجة مبللة بالماء وغُمس طرفها السفلى في كأس به ماء ، ولاحظ هنا أن هناك اتصال مستمر في كل من الإسفنجة والأنبوبة الزجاجية والكأس دون أى انقطاع لإتصال الماء في هذا النظام (أنظر شكل ٣ - ١٤) ، فإن أى فقد للماء بالبخار في الإسفنجة يسحب محله ماءً من عمود الماء في الأنبوبة الزجاجية والتي بدورها تسحب ماءً من الكأس ، ويمكن إسراع تلك العملية بوضع الإسفنجة تحت تيار هواء مروحة أو بوضع لمبة حرارية فوق الإسفنجة أو بالإثنين معاً حيث يزداد معدل البخر من سطح الإسفنجة تحت ظروف تيار الهواء الجاف نسبياً ومع ارتفاع حرارة الجو المحيط بالإسفنجة . ومعدل صعود الماء في الأنبوبة الزجاجية يتناسب طردياً مع معدل البخر من الإسفنجة .



شكل ٣ - ١٤ : تجربة توضح نظرية الشد المتناسك . الماء المتبخر من سطح الإسفنجة يحل محله ماء من الأنبوبة الزجاجية والتي بدورها تحصل على الماء من الكأس ليعادل ما فقدته من ماء .

كيف يكون محتملاً في دفع الماء إلى الأنبوبة الزجاجية دون أن يحدث انقطاع لعمود الماء؟ وكيف يندفع عمود الماء إلى أعلى على جدار الأنبوبة الزجاجية بالرغم من أن هذا العمود من الماء يقع تحت تأثير شد داخل من المفروض أن يعاكس صعود الماء؟ وللإجابة على هذين السؤالين لا بد أن نتفهم صفات الماء التماسكية *cohesive* واللاصقة *adhesive*. تتماسك جزيئات الماء بعضها البعض وفي نفس الوقت تتماسك مع جدار الأنبوبة الزجاجية. لذلك لا ينقطع عمود الماء ما لم تغلب قوى الجذب داخل العمود على قوى التماسك والإلتصاق في العمود أو انقطاع العمود بالهواء.

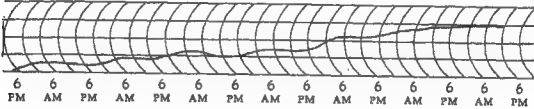
دعنا الآن نقارن بين هذا المثال الفيزيائي مع النبات الذي ينمو تحت ظروف التربة "طبيعية". يمكننا تشبيه ماء الكأس بماء التربة، كما يمكن تشبيه الأنبوبة الزجاجية إلى حد ما بالنسيج الوعائي الناقل للماء في النبات (حيث تعتبر الأوعية أكثر شبيهاً في هذا المقام) كما يتشابه السطح المبخر للإسفنجة مع السطح المبخر للنسيج الوسطى للورقة النباتية. ولو افترضنا عدم انقطاع عمود الماء الواصل بين ماء التربة وداخل الجذر وخلال أعمدة الماء في الساق حتى الأوراق وهذه حقيقة، لأدركنا كيفية انتقال الماء من التربة إلى الأسطح العالية في النبات عكس الجاذبية الأرضية لأن الماء لا يصعد إلى أعلى إلا بقوى شد أو جذب من أعلى (أو بقوى دفع من أسفل وهذا غير وارد في مثلنا هذا حيث أن الماء يصعد بقوى الشد والجذب من أعلى). وكلما تبخر الماء من خلايا النسيج الأوسط للورقة فإن ذلك يسبب نقص في الجهود المائية (أى يجعله أكثر سالبية) لخلايا النسيج الأوسط للورقة الملاصقة مباشرة لحيز الهواء حول الورقة. والماء المفقود عن طريق أسطح الخلية يحل محله ماء يتحرك من خلية إلى أخرى داخل النسيج الأوسط على طول تدرج الجهد المائي المجهذ لهذا الاتجاه. وفي النهاية فإن تحرك الماء داخل الورقة يعتمد على انتقال الماء من عناصر الخشب في العروق الورقية وبالتالي يسبب جذب أو يضع الماء في نسيج الخشب تحت تأثير حالة من الشد من أسفل. هذه الحالة من الشد تستمر خلال عمود الماء غير المقطوع أى عمود الماء المستمر الإتصال (الذي يرجع إلى الخاصية التماسكية اللاصقة للماء) من الأوراق إلى المجموع الجذرى. والجهد المائي في الخلايا الحية للمجموع الجذرى على طول الجذر الخلوية يصبح أكثر سالبية بالنسبة إلى الجهد المائي للتربة وبالتالي تنشط وتشجع الإمتصاص.

هل لدينا أى ملاحظات تدل على أن محتوى الأوعية الخشبية يقع تحت تأثير شد في النباتات العادية النائمة وهى حقيقة واقعة فعلاً؟ فى الواقع لا توجد ملاحظات مباشرة، وبالتالي قياس الشد المباشر بالطرق المعروفة لا بد أن يمزق ويفصل أعمدة الماء وبالتالي

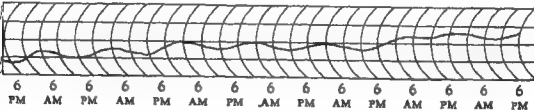
فيستبعد الشد الموجود فعلاً . إلا أن الملاحظات غير المباشرة تدل على أن محتوى الخشب في النباتات الناتجة في حالة شد وإجهاد وهي أكثر فائدة من الطرق المباشرة وتفى بالهدف بطريقة مرضية .

أوضح ثت (44)Thut أن الفرع المورق المقطوع تحت سطح الماء ثم يلصق السطح المقطوع بزئبق مانومتر يمكن لهذا الفرع أن يجعل عمود الزئبق فوق مستوى البارومتر . عمود الماء الملاصق للزئبق في المانومتر لا بد أن يكون في حالة شد تحت الظروف التي ذكرت من قبل . لو قطع فرع خشبي لنبات سريع النتح فإن الماء في عناصر الخشب تقطع وتبتعد عن منطقة القطع أى تتراجع إلى داخل الأوعية الخشبية نتيجة للشد الواقع عليه وبالتالي يدل على أن الماء في الساق يقع تحت شد أو إجهاد (44) . هذه الظاهرة هي القاعدة الأساسية التي بنيت عليها طريقة قنبلة الضغط المستخدمة في تقدير الجهد المائي . ربما من أكثر الطرق التي تثبت أن الماء يقع تحت شد في النباتات الناتجة هي تلك التي تعتمد على القياسات البيانية للأشجار .

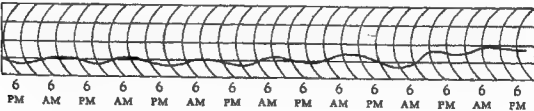
May 27-June 3



July 1-9



July 9-16



AM = قبل الظهر PM = بعد الظهر

شكل ٣ - ١٥ : الصغرات في القطر النسبي للزان الأمريكي (*Fagus grandifolia* Ehrh.) مع الوقت ، كما قيست بالدندروجراف dendrograph . جمعت تلك البيانات لمدة ٣ أسابيع . لاحظ نقص القطر خلال فترات التفتح| العالي وزيادة القطر خلال فترات نقص التفتح .

H.C. Fritts. 1958. Ecology. 39.705.

عن :

عندما يقع الماء في عناصر الخشب تحت شد ، وبسبب خواصه اللاصقة فإنه يسبب انكماش في أقطار خلايا الخشب وبالرغم من أن هذا النقص لا يمكن قياسه في الخلايا الفردية إلا أن التأثير الكلي لهذا الشد يمكن تدوينه بواسطة ما يطلق عليه الدندروجراف dendrograph^(١). هذا الجهاز يعطى تسجيلاً مستمراً للتغيرات في قطر الجذع خلال فترات من الزمن . وكما هو متوقع فيوجد نقص في القطر خلال فترات النتح العالي وزيادة في فترات نقص النتح . لاحظ في شكل ٣ - ١٥ أنه عندما يكون النتح منخفضاً نسبياً في نهاية مايو وأوائل يونيو فإن قطر الجذع يسجل فقط اختلاف طفيف . إلا أنه في يوليو عندما يرتفع ويزداد النتح فإن الاختلاف في قطر الجذع يكون واضحاً .

أعتقد أننا قد اقتنعنا الآن بأن الخواص التماسكية واللاصقة للماء وأيضاً الخواص التشريحية لنسيج الخشب هي المسؤولة عن صعود الماء إلى أعلى النبات عبر سلاسل الأعمدة غير المنكسرة - إلا أننا الآن نتساءل : هل تستطيع قوة الشد tensile strength للماء تدعيم عمود الماء الذي يلزم للوصول إلى القمم العالية للأشجار ؟ وكما لا بد أن نتوقع ، فإن الإجابة بالطبع نعم . قياسات قوى الشد للماء تزيد عن ٣٠٠ بارز . ولصعود الماء إلى قمة شجرة طولها ٤٠٠ قدم يلزم اختلاف في الضغط بين القمة والقاعدة يساوى حوالى ١٣ بارز . بالإضافة إلى ذلك فإن الماء عند تحركه في نسيج الخشب يقابل بمقاومة نتيجة للإحتكاك . وبالرغم من أن هذا الإحتكاك يعتبر كبيراً نسبياً ، إلا أن قوى الشد للماء كافية للتغلب على قوى الإحتكاك والجاذبية التي تقاوم صعود الماء عمودياً في النبات .

أول من قدم نظرية الشد التماسك هو العالم ديكسون (11,12) Dixon ، وهى من أكثر النظريات قبولاً اليوم لتفسير انتقال وصعود الماء في النبات . الضغط الجذرى قادر على تحريك الماء إلى أعلى النبات ، ولكنه ليس بالكمية ولا بالارتفاع المطلوب واللازم لمعظم النباتات . ومن المحتمل أن البرهان الأقوى لنظرية الشد التماسك هي أنها النظرية الوحيدة التي تستطيع تقدير كمية ومعدل تحرك الماء في النباتات الناتجة بشدة . ومع ذلك ، لا بد أن نتذكر أن أى ظاهرة فيسيولوجية (فقد الماء ، تراكم الذائب أو تحركه ، إمتصاص العناصر) والتي تسبب بطريق مباشر أو غير مباشر زيادة سلبية الجهود المائية مع زيادة تدرج الجهود المائية من مكان إلى آخر سوف تؤثر على تحرك الماء . وأكثر خواص

(١) يعنى جهاز الرسم البياني للأشجار .

الديناميكية الحرارية للماء أهمية فيما يختص بانسياب وتدفق الماء في النظم الحيوية هو جهده المائي . يميل الماء للتحرك طبقاً لقانون الديناميكية الحرارية في الاتجاه من الأعلى (أقل سالبية) إلى الأقل (الأكثر سالبية) جهود مائية .

تتميز عملية انتقال الماء من الجذر إلى الأوراق بالعملية المحبذة والمحفزة للطاقة (الأزموزية) والتي ترتبط من خلال الخواص التماسكية واللاصقة للماء إلى حد تنشيط عملية رفع وسحب الماء إلى القمم العالية للأشجار ضد قوى الجاذبية وقوى المقاومة التشريحية . ولايتشابه انتقال الماء مع تلك العمليات الكيميائية المنتجة أو المستهلكة للطاقة اللازمة لإمساك واستغلال الطاقة الكائن الحي . وفي الحالة الأخيرة فإن الارتباط يمر بخواص وصفات فزيائية وكيميائية خاصة بكل مادة كيميائية معينة .

الأسئلة :

- ١ - ٣ أذكر عوامل التربة التي تؤثر على إمتصاص الماء بواسطة الجذور . إشرح فعل كل عامل على عملية إمتصاص الماء .
- ٢ - ٣ عرف الإصطلاحات التالية : السعة الحقلية field capacity ، النسبة المثوية للذبول الدائم permanent wilting percentage ، الإجهاد الرطوبي الكلي للتربة total soil moisture stress . هل توجد اختلافات لهذه القياسات في أنواع التربة المختلفة باستخدام النباتات المختلفة ؟ إشرح .
- ٣ - ٣ ماهي الظروف الأكثر ملائمة بين النبات والتربة التي يفضل تحتها امتصاص الجذور للماء ؟ إشرح .
- ٤ - ٣ هل لابد من تسميد المحاصيل خلال أوقات الجفاف ؟ إشرح .
- ٥ - ٣ إشرح طريق الماء من خلية البشرة في الجذر ماراً بالأنسجة المختلفة للجذر والساق والورقة حتى خروجه أخيراً على صورة بخار إلى الجو .
- ٦ - ٣ من معلوماتك في النبات العام ، بما تسهي أنواع الخلايا المختلفة التي توجد في أنسجة : الخشب ، اللحاء ، القشرة ، الكميوم ، النسيج الوسطى للورقة ، الحزم الوعائية .
- ٧ - ٣ ما هي الأنظمة غير الحية apoplast والأنظمة الحية symplast للنبات ؟ ولماذا أطلق هذان الإصطلاحان ؟
- ٨ - ٣ إشرح الميكانيكيات الأساسية التي لها أهمية في انتقال الماء في النبات . مع الأخذ في الاعتبار أهمية كل من : الأزموزية ، تدرج الجهد المائي ، صفات تماسك والإلتصاق للماء .
- ٩ - ٣ هل النتج لازم بالكامل لانتقال الماء في النبات ؟ كيف تحصل الخلايا النباتية على الماء عندما يكون النتج في أقل مستوى ؟
- ١٠ - ٣ عندما ينتقل الماء بسرعة عالية نسبياً فإنه يخضع لظروف توتر وشد عالية في العناصر الموصلة . ما الذي يمنع إنكسار أعمدة الماء تحت هذه الظروف ؟
- ١١ - ٣ لماذا تقطع زهور القطف المستخدمة « كديكور » تحت سطح الماء ؟
- ١٢ - ٣ تسبب طفيليات نباتية معينة في ذبول النبات . ماهو التأثير المحتمل الذي تسببه تلك الكائنات على انتقال الماء في النبات ؟

قراءات مقترحة

- Dainty, J. 1976. Water relations of plant cells. In U. Lüttge and M.G. Pitman, eds., *Encyclopedia of Plant Physiology*, 2A. Berlin: Springer.
- Dixon, H.H. 1914. *Transpiration and Ascent of Sap in Plants*. London: Macmillan.
- Kozłowski, T.T., ed. 1968-1978. *Water Deficits and Plant Growth*. vols. 1-5. New York: Academic Press.
- Lüttge, U., and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.
- Meidner, H., and D.W. Sherriff. 1976. *Water and Plants*. New York: Wiley.
- Slatyer, R.O. 1967. *Plant Water Relations*. New York: Academic Press.
- Sutcliffe, J. 1968. *Plants and Water*. New York: St. Martin's Press.



فقد الماء : النتح

Water Loss: Transpiration



صورة إلكترونية دقيقة لجسمة لتفر مفتوح من ورقة نبات الزبرينا (*Zebrina purpusil*)^(١).

Jorg Schönherr, Technical University, Munich

مهداه من:

(١) جمع هذا النبات العائلة *Commelinaceae* ويعرف نبات زينة بالترديكتيا *Tradescantia* له أنواع أورالها مرفقة بخطوط طويلة ومن هنا اسعد الاسم العلمي زبرينا .



بالرغم من أن الماء هو المركب الأكثر سيادة في الأنسجة النباتية (ما عدا البنور الجافة) ، إلا أن نسبة قليلة فقط من الماء الممتص هي التي تبقى داخل النبات للعمليات الأيضية المختلفة ، وحيث أن كمية كبيرة من الماء الممتص تنتقل إلى الأوراق ثم تُفقد إلى الجو المحيط . وإذا ما جئنا تلك الكميات من الماء المعطى للنبات والتي تمتد استمرارية عملية الامتلاء الدائم واحتمال انتقال العناصر الغذائية الذائبة فيه ، فإن الماء المستخدم بواسطة النبات قد يكون غير ذي فعالية ويمكن أن يسبب خطراً على بقائه ككائن حي . وفي الحقيقة ولهذا السبب فإن مساحات كبيرة من سطح الأرض غير مناسبة للزراعة النبات ، حيث أن كميات كبيرة من الماء تفقد باستمرار من النبات ويرجع ذلك الفقد إلى الخواص التشريحية للنبات خاصة تلك المميزة للأوراق .

وبالرغم من أن النتح هو الظاهرة الأكثر مسئولية عن الفقد الغزير للماء من النبات ، إلا أن هناك عمليات أخرى تشترك في هذا الفقد وهي "الإدماع" guttation "والإفراز" secretion ، والإدماع" bleeding ، وسوف لا نتناول الإفراز بأكثر من أن نذكر أن الإفراز هو فقد الماء السائل « على صورة محاليل » من الغدد glands ومن الغدد الرحيقية nectaries ، أما الإدماع فهو فقد الماء من الجروح ، وكمية الماء المفقود والمصاحبة لهاتين العمليتين غير ذي قيمة .

الإدماع Guttation

تحت ظروف التربة الدافئة والرطوبة تظهر على طول حواف أو قمم الأوراق نُقِيطَات مائية . وفقد الماء على الصورة السائلة بهذه الطريقة يُسمى الإدماع . والعوامل التي تُحفز الإدماع هي الإمتصاص العالي للماء ، والضغط الجذري العالي ، وانخفاض أو انعدام النتح . وبمعنى آخر أنه تحت هذه الظروف فإن إمتصاص الماء يفوق النتح ، حيث يندفع الماء إلى أعلى عبر أوعية الخشب حيث يخرج من النبات خلال تراكيب متخصصة تسمى "الثغور المائية" hydathodes ، وهي فتحات متخصصة توجد أعلى قمم الورقة وفي العادة تجاور العرق . عندما يفوق امتصاص الماء فقده من النبات ، فينشأ ضغط مائي استاتيكي (هيدروستاتيكي hydrostatic) في أوعية الخشب ، لذلك فلا بد للماء من الهرب والخروج من النبات عندما يتاح ذلك له من خلال الثغور المائية التي ذكرت من قبل أنها توجد عند قمم عروق الأوراق وبالتالي تكون نقر أو فتحات جيدة excellent ports لاندفاع الماء الذي يُدفع من الجذور (أنظر شكل ٤ - ١) .



شكل ٤ - ١ : الإدماع ، أو فقد الماء على الصورة السائلة من حواف أوراق الشليك و الفراولة "strawberry" . الظروف الخاصة التي تشجع الإدماع هي ميسورية الماء والعوامل الأزموذية والرطوبة النسبية .

مهداة من: J. Arthur Herrick .

والماء المنساب من الثغور المائية يمكن أن يقال عنه أنه نتيجة الضغط الهيدروستاتيكي الذي ينشأ في عصير أوعية الخشب والذي لا ينشأ عن أى نشاط مؤضي في جزء من الثغر المائي أو الأنسجة المحيطة . يوجد دائماً فتحات في الأعضاء النباتية المختلفة من النبات والتي من خلالها ينشط إفراز الماء على الصورة السائلة - أى أنه من خلال الخلايا المحيطة بالثغر يُدفع الماء خلال الثغر . هذه التراكيب قد يطلق عليها أحياناً « الغدد المائية » "water glands"

وقد تحدثنا عن « هروب » السائل خلال الثغر المائي ، إلا أنه ليس ماءً نقياً ولكنه محلول يحتوي على العديد من المركبات الذائبة (جدول ٤ - ١) . وعندما يتبخر ماء الإدماع بسرعة ، فإن المواد الذائبة فيه ربما ترى في بعض الأحيان كمواد مرسية على سطح الورقة ، وقد يعاد إذابة تلك الأملاح المرسية على سطح الورقة في بعض الأحيان ويعاد امتصاصها إلى داخل الورقة . عموماً يكون تركيز تلك الأملاح عالى جداً تحت هذه الظروف وربما يسبب أضراراً للورقة (10,23) . وبالرغم من أنه لم يظهر في جدول

٤ - ١ وجود هرمونات في سائل الإدماع ، إلا أن علماء النبات قد وجدوا هرمونات نباتية معينة مثل السيتوكينينات في إفرازات الجذور .

جدول ٤ - ١ : تحليل محتويات سائل الإدماع لبادرات شيلم روزن ^(١) و قمح جينيبي Genesee

wheat وشعير ترايال Traill barley

Source: From J.L. Gantley and R.W. Lewis , 1966 Composition of guttation fluid from rye, Wheat, and barley seedlings. Plant Physiol. 41: 373

المادة	الشيلم (ملليجرام/لتر)	القمح (ملليجرام/لتر)	الشعير (ملليجرام/لتر)
P	1.1	0.7	2.3
K	18.0	27.0	30.0
Na	0.5	0.8	1.1
Ca	1.5	3.0	4.8
Mg	1.5	1.5	2.4
Mn	0.02	0.02	0.05
Fe	0.4	0.15	0.07
Cu	0.04	0.03	0.03
B	0.04	0.05	0.08
Zn	0.02	0.05	0.05
Mo	0.001	0.002	0.003
Al	0.06	0.08	0.09
NO ₃ ⁻	1.0	1.0	1.0
phosphate	2.0	0.9	1.0
NH ₄ ⁺	5.6	5.0	8.9
arabinose	2.5	5.6	4.1
fructose	10.3	4.4	1.8
galactose	10.3	7.6	4.0
glucose	18.7	2.6	38.7
ribose	1.0	tr	1.0
sucrose	3.8	4.9	0.0
xylose	1.8	2.0	0.2
succinic acid	ca. 10	ca. 10	ca. 10
aspartic acid	2.2	0.5	3.6
asparagine	2.5	1.9	9.5
glutamic acid	0.7	0.0	0.0
glutamine	0.8	0.3	1.2
biotin	0.002	0.001	0.018
choline	0.30	0.06	1.9
inositol	9.0	0.25	4.5
p-aminobenzoic acid	0.00006	0.00005	0.002
pantothenic acid	0.040	0.085	0.08
pyridoxine	0.01	0.0005	0.0001
riboflavin	0.00025	0.0002	0.0002
thiamine	0.00006	0.00005	0.0025
uracil	0.0	0.0	1.6
pH	5.0	5.5	6.7

النتح Transpiration

يُفقد الماء من النبات بصورة أساسية على صورة بخار بالنتح . والتركيب السائب والذي ينتج عنه زيادة المسافات بين الخلوية للخلايا الحية ذات الجدر الرقيقة للنسيج الوسطى للأوراق يمثل ظروفاً مثالية لبخر الماء من السطوح الداخلية للأوراق . كما أن جزءاً من سطح بشرة الورقة يتكون من عدد كبير جداً من ثقبوب ميكروميكوبية تسمى بالثغور stomata . والثقبوب الثغرية تفتح على المسافات بين الخلوية للورقة وهي ممرات غير منكسرة (متصلة) من داخل الورقة إلى الجو الخارجى . يمكننا أن نتخيل التدفق النتحى transpiration stream كما لو كان عموداً غير منكسر من الماء يجذب من التربة خلال الجذور إلى أعلى أعمدة الخشب خارجاً من خلال الميزوفيل إلى أسطح تلك الخلايا ثم إلى المسافات البينية على هيئة بخار ثم إلى ثقبوب الثغور ثم إلى الجو المحيط بالأوراق .

وبالإضافة إلى النتح الثغرى فإن الماء يُفقد أيضاً على صورة بخار مباشرة من أسطح الأوراق والسيقان العشبية وخلال العديسات lenticels وهى تلك الفتحات الدقيقة فى الأنسجة الفلينية التى تغطى أسطح السيقان والأفرع . النوع الأول من الفقد يعرف بالنتح الأديمى cuticular transpiration أما النوع الثانى من الفقد فيعرف بالنتح العديسى lenticular transpiration . وفى النتح الأديمى فإن بخار الماء يخرج مباشرة خلال طبقة الأديم (طبقة الكيوتين) ، تلك الطبقة التى تشبه الطبقة الشمعية waxlike layer التى تغطى أسطح الأوراق . هذه الطبقة تعوق بشدة فقد الماء وبدونها من المستحيل أن يتبقى أى ماء فى النبات . وبالرغم من أن الأديم يعوق فقد الماء إلا أنه فى بعض الأحيان يكون منفذاً لبخار الماء . ومدى النتح الأديمى يختلف بشدة بين مختلف الأنواع النباتية . وفى النباتات التى تحتوى أوراقها على طبقة سميكة من الكيوتين فإن هذه الصورة من النتح تكون غير ذى قيمة ، إلا أنه فى النباتات التى تحتوى على طبقات كيوتين رقيقة ربما تعانى من نقص الماء الشديد عندما تسود الظروف المحفزة للنتح العالى . عموماً فإن طبقة الكيوتين تكون أسلك فى الأوراق المُشمِسة sun leaves « الأوراق المعرضة لضوء الشمس المباشر » ونباتات البيئة الجافة بالمقارنة بأوراق الظل shade leaves ونباتات البيئة الرطبة .

وكمية الماء المفقود خلال النتح الأديمى والعديسى تكون غير ذى قيمة عند مقارنتها بالكمية المفقودة خلال النتح الثغرى ، إلا أنه فقط تحت ظروف الجفاف الشديد وعندما تغلق الثغور فيمكن اعتبار الماء المفقود خلال الأديم والعديسات . ذا أهمية . إلا أن النتح المديسى ربما يسبب جفاف لتلك الأشجار التى تتساقط أوراقها فى الشتاء . حيث أنه

خلال الشتاء البارد فإن الماء الممتص بواسطة الجذور يكون عند أدنى مستوى لذلك تزداد أهمية النتح العديسي .

عظم النتح Magnitude of Transpiration

كمية الماء الفعلية التي يستخدمها النبات في عملياته الحيوية المختلفة تكون صغيرة جداً بالمقارنة بالكميات الهائلة التي ينتجها النبات . ففي الحقيقة أن معدلات النتح لبعض النباتات العشبية تكون من العظم بحيث أنه تحت الظروف المشجعة للنتح فإن الحجم الكامل للماء في النبات ربما يستبدل خلال يوم واحد (39) . على سبيل المثال قدر ما ينتحه نبات واحد من الذرة بما يقترب من ٥٤ جالون^(١) (gallons) من الماء في موسم نمو واحد . وعند هذا المعدل فإن آكر^(٢) acre واحداً من الذرة يمكن أن ينتج ما يعادل ١٥ بوصة^(٣) inch من الماء خلال موسم نمو واحد . بالطبع فإن الماء المفقود يختلف بعض الشيء من نوع نباتي إلى آخر كما هو موضح في بيانات جدول ٤ - ٢ .

جدول ٤ - ٢ : الماء المفقود بالنتح لنبات واحد لخمس أنواع نباتية خلال موسم النمو .

Source: Reprinted with permission of The Macmillan Company from Fundamentals of Plant Physiology, by J.F. Ferry and H.S. Ward. Copyright 1957, The Macmillan Company.

نوع النبات	النتح خلال موسم النمو (بالغالون)
الذرة	13
البطاطس	25
القمح الشتوي	25
الطماطم	34
الذرة	54

(١) الجالون وحدة حجم = ٤,٥٤ لتر وقد يعرف عربياً أيضاً بالغالون .

(٢) الأكر acre وحدة مساحة = ٤٨٤٠ ياردة = ٤٠٤٦,٢٤ م^٢ (الفدان ٢٠٠ م^٢)

(٣) البوصة = ٢,٥٤ سم ، وهذا يعني تحت هذه الظروف فإن الأكر من الذرة ينتج ما يعادل ١٥٤١ م^٣

ماء في موسم النمو تقريباً وهذا الرقم متواضع بالنسبة للاستهلاك المائي للأكر تحت الظروف المصرية التي تعادل ٢٢ بوصة أو حوالي ٢٤٠٠ م^٣ ماء خلال موسم النمو .

في مناقشة كزولوفسكى (Kozlowski 28) عن فقد النبات للماء أحصى بيانات مثيرة تؤكد عظم كميات الماء التي تفقدها الأشجار . على سبيل المثال متوسط ما تفقده غابة في جنوب الولايات المتحدة ما يقترب من ٨٠٠٠ جالون من الماء في اليوم لكل آكر . وقد وجد كامنجس (Cummings 9) أن شجرة واحدة طولها ٤٨ قدم نامية في الخلاء من الإسفندان الفضي silver maple^(١) ربما تنتج بما يقترب من ٥٨ جالون في الساعة .

هذه الأرقام إنما تدل على عظم وأهمية السياسة المائية water management في العمليات الزراعية . والخسائر الاقتصادية التي تنشأ عن فشل الحاصلات الزراعية خلال فترات طويلة من الجفاف يعتبر عظيم للغاية ، هذه الحالة لها أهميتها العظمى في العالم المتخلف الذي يعاني من المجاعات أثناء الجفاف والقحط .

تقدير النتح Measurement of Transpiration

يمكننا استخدام عدة طرق لقياس النتح كما هو موضح في شكل ٤ - ٢ هذه الطرق تقيس إما الماء الممتص أو بخار الماء المنتوح بواسطة النبات . تلك الطرق التي تقيس الماء الممتص تقترب من الأخذ في الحسبان ميزة التقارب بين معدلات الامتصاص والنتح تحت معظم الظروف . إلا أنه يوجد العديد من الاستثناءات لهذه القاعدة .

الطريقة الوزنية Weighing method :

ربما تعتبر هذه الطريقة من أبسط طرق تقدير النتح حيث يوزن نبات بالأصيص عند بداية ونهاية فترة زمنية معلومة (أنظر شكل ٤ - ٢ أ) . لا بد أن يغطى سطح التربة والإصيص بمادة مانعة للماء ، مثل رقائق الألمنيوم لمنع التبخر من تلك الأسطح فيما عدا النبات . والفقد في الوزن الذي ينشأ من النبات فقط خلال فترة زمنية قصيرة سوف ترجع كلية إلى النتح ، حيث أن الزيادة أو النقص التي ترجع إلى التمثيل الضوئي أو التنفس تكون غير ذات قيمة . وعند استخدام هذه الطريقة لا بد أن تقتصر على النباتات الصغيرة التي تناسب النمو في أصيص . إلا أنه في العمل الحقلى فإن علماء النبات عادة ، ما يستخدمون ميزان كبير جداً يعرف باسم الليزيمتر Lysimeter . فالنبات الكبير ينمو في وعاء كبير مملوء بالتربة والذي يوضع على منصة وزن . وكمية الماء المفقود من كل من

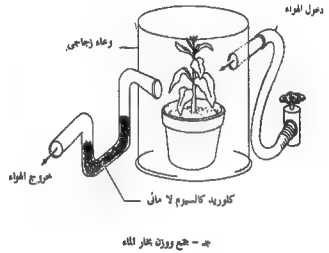
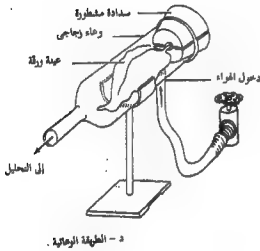
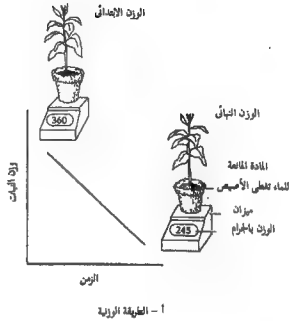
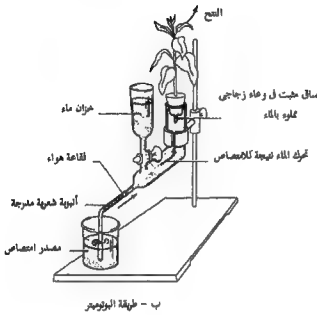
(١) ينتمى العائلة الإسفندانية Aceraceae واسمه العلمى Acer saccharinum L. .

النبات والتربة والذي يطلق عليه البخر نتح *evapotranspiration* يقاس بوزن الوعاء على فترات . تعتبر تلك الطريقة من أنسب الطرق المختصرة لقياس النتح والبخر نتح تحت الظروف الحقلية في الحقل نفسه .

يمكن أيضا استخدام الطريقة الوزنية في قياس كمية النتح لجزء نباتي مقطوع من النبات مثل الأوراق أو الثمار أو الأفرع ، حيث يوزن الجزء النباتي المقطوع بعد فصله عن النبات في الحال ، ثم يوزن ثانية بعد فترة زمنية قصيرة . بالرغم من أن المعدل النسبي للنتح ربما يقارن بهذه الطريقة ، إلا أن نتح الأعضاء النباتية المقطوعة والمنفصلة عن النبات ينحرف عن النتح العادي للنبات الكامل . ففي المراحل الابتدائية ربما يفوق معدل نتح العضو النباتي المقطوع المعدلات العادية ، والذي قد يرجع بسبب إزالة الشد في أعمدة الخشب لتلك الأعضاء . إلا أنه بعد فترة زمنية قصيرة من الوقت فإن معدلات النتح لتلك الأجزاء المقطوعة سوف تتناقص وذلك بسبب نقص محتوى النسيج من الماء وانغلاق الثغور والتحول في النفاذية وهكذا .

البوتوميتر Potometer :

تعتمد هذه الطريقة على افتراض أن معدل امتصاص الماء بصفة عامة يقترب بشدة من التساوى مع معدل النتح . يثبت بإحكام جزء من مجموع أخضرى لنبات مثل الكولوس *Coleus* أو الجيرانيوم (الخبيرة الأفرنجي *geranium*) أو أى فرع نبات آخر مناسب في الوعاء الزجاجي الممتلئ بالماء للبوتوميتر . هذا الوعاء الزجاجي متصل به فرعان آخران ، الأول عبارة عن أنبوبة شعيرية مدرجة والثاني عبارة عن خزان ماء احتياطي مزود بصنبور زجاجي (أنظر شكل ٤ - ٢ ب) . يملأ الجهاز الكامل بالماء لكي لا يوجد أى فراغات من الهواء ويمكن إجراء ذلك باستخدام الصنبور الزجاجي والذي يتحكم في انسياب الماء إلى الوعاء من خزان الماء . سوف تنتج فقاعة من الهواء في الأنبوبة الشعيرية . وكلما تقدم النتح فإن تلك الفقاعة المتكونة في الأنبوبة الشعيرية تتحرك وتعطى قياس معدل النتح (على وجه الدقة قياس معدل امتصاص الماء) . وطريقة البوتوميتر مثالية لدراسة وملاحظة تأثيرات مختلف الظروف البيئية (الحرارة ، الضوء ، حركة الهواء) على معدل النتح إلا أن درجة الثقة فيها غير كاملة لأنها في الحقيقة تقيس امتصاص الماء لا النتح ، وتحت ظروف معينة فإن كلاً من العمليتين يمكن أن يختلفا كلياً .



شكل ٤ - ٢ : طرق تقدير النتح

جمع ووزن بخار الماء Collection and weighing of water vapor

ربما يقاس النتح بوضع النبات في وعاء زجاجي مغلق ، بحيث يمكن حبس بخار الماء ووزنه (أنظر شكل ٤ - ٢ ج) . يمرر الهواء المعروف محتواه الرطوبي على النبات خلال فتحة في الوعاء الزجاجي الذي يوضع فيه النبات ويمرر الهواء الخارج الذي مر على

أسطح النبات والحمل ببخار النتح خلال أنبوبة بها مادة ممتصة للبخار سبق وزنها مثل كلوريد الكالسيوم اللامائي . وباستمرارية مرور تيار هواء على النبات حيث يحفظ المحتوى الرطوبى للهواء المحبوس مساوياً تقريباً لذلك الذى يوجد فى الغلاف الجوى المحيط . يقاس المحتوى الرطوبى للهواء المار على النبات بواسطة استخدام جهاز مماثل خالى من النبات . والفرق فى الوزن بين كلوريد الكالسيوم قبل وبعد مروره خلال الجهاز الخالى من النبات هو قياس محتوى الهواء من الرطوبة . والفرق فى الوزن بين كلوريد الكالسيوم الذى مر هواءه على النبات وكلوريد الكالسيوم الذى مر عليه الهواء الجوى دون وجود نبات بداخله يكون قياساً للنتح .

الطريقة الوعائية Cuvette method :

هذه الطريقة تشبه الطريقة السابقة فى فكرتها عدا أنها تقيس النتح لورقه مفردة (أنظر شكل ٤ - ٢ د) . تلك الطريقة مثالية للعمل المعمل عندما يهتم الباحث بمعرفة العوامل المختلفة المؤثرة على عملية النتح (الضوء ، الحرارة ، الرطوبة) . بمرور الهواء المعروف رطوبته داخل الوعاء ماراً فوق الورقة ثم يجمع وتقدر الرطوبة النسبية للهواء ثم يقدر معدل النتح . بالطبع هذه الطريقة كما هو الحال فى طريقة البوتوميتر مفيدة فى المعمل ولكنها غير مفيدة فى الحقل .

يستخدم العلماء فى الحقل « الحجرات الخيمية » tent chambers المزودة بمدخل ومخرج للهواء مناسب وكذلك جهاز حساس لقياس نتح النباتات الكبيرة ودرجات الحرارة . يمرر الهواء المعروف محتواه المائى إلى الخيمة وفوق النبات والهواء الخارج يقاس محتواه الرطوبى والزيادة فى محتوى الهواء من الماء هو قياس جيد لعملية النتح .

كلوريد الكوبلت Cobalt chloride :

تلك الطريقة طريقة لونية وليست طريقة وزنية حيث يتم التعرف على بخار الماء المنتوح بالتحول فى اللون . تشبع أقراص من ورق الترشيح بمحلول مائى من كلوريد الكوبلت الحامض تركيزه ٣٪ ثم تجفف تلك الأقراص بسرعة ، فيصير لون هذه الأوراق عند تمام الجفاف أزرق ، وعند تعريض تلك الأوراق للهواء الرطب فإن لونها يتحول إلى اللون

الأحمر القرنفل . وبنفس الطريقة ورقة الترشيح المعاملة بكلوريد الكوبلت الجافة سوف تتحول بالتدرج من الأزرق إلى الأحمر القرنفل عند تعرضها لسطح ورقة نبات مُنتج . ومعدل هذا التحول في اللون سوف يعبر عن معدل النتح .

طريقة كلوريد الكوبلت هذه يمكن استخدامها لمقارنة معدلات النتح النسبي التي تتفاوت بين النباتات المختلفة . وقياس معدل النتح بهذه الطريقة ربما يكون مضللاً ولا يعبر عن المعدل الحقيقي للنتح ويرجع ذلك إلى تغير وتحول الظروف البيئية المختلفة . فسطح ورقة النبات المغطاه بورقة الترشيح المعاملة بكلوريد الكوبلت تخلق ظروف بيئية حول ورقة النبات غير طبيعية حيث أن ورقة الترشيح بالطبع تمنع عملياً مرور الضوء والهواء وهى من العوامل المؤثرة على النتح الطبيعى كما تزيد من الرطوبة في الجو الملاصق للورقة وبالتالي بضغط بخارى متدرج . وبالرغم من ذلك فإن طريقة كلوريد الكوبلت لا تستخدم حالياً إلا نادراً في قياسات المعدلات النسبية للنتح ، إلا أنها من الناحية التاريخية قد أوضحت لنا وساعدت في معرفة عملية النتح .

الميكانيكات الثغرية في الفتح والقفل

Stomatal Mechanisms of Opening and Closing

يحمل سطح بشرة الورقة عدداً كبيراً من الثقوب تسمى بالثغور stomata . والثغور ميكروسكوبية وتحاط بخليتين من خلايا البشرة متخصصتين تعرفان بالخلايا الحارسة guard cells وهما تتحكمان في فتح وغلق الثغور . وعند فتح الثغر بالكامل فإن فتحة الثغر ربما يقاس عرضها بحوالى من ٣ إلى ١٢ ميكرون ومن ١٠ إلى ٤٠ ميكرون في الطول (30) . ويختلف عدد الثغور على سطح الورقة من نوع إلى آخر وربما يحتوى سطح الورقة على ١٠٠٠ إلى ٦٠,٠٠٠ ثغر لكل سم^٢ من السطح . وبالرغم من وجود هذا العدد الهائل من الثغور إلا أن فتحات الثغور عند الفتح الكامل لا تمثل إلا ١ إلى ٢٪ فقط من السطح الكلى للورقة . وفي العادة توجد الثغور على السطح السفلى للأوراق ، إلا أنه في العديد من الأنواع فإنها توجد على كلا السطحين (جدول ٤ - ٣) .

جدول ٤ - ٣ : عدد الثغور في سم^٢ من سطح الورقة.

Source: From C.L. Wilson and W.E. Loomis. 1962 Botany. Holt, Rinehart and Winston, New York.

الورقة	البشرة العليا	البشرة السفلى
التفاح (<i>Pyrus malus</i>)	none	38,760
الفاصوليا (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	4,031	24,806
الذرة (<i>Zea mays</i>)	6,047	9,922
البلوط (<i>Quercus relutina</i>)	none	58,140
البرتقال (<i>Citrus sinensis</i>)	none	44,961
القرع العسل (<i>Cucurbita pepo</i>)	2,791	27,132
أعواد الشمس (<i>Helianthus annuus</i>)	8,527	15,504

جميع مغطاة البذور Angiosperms ومعرات البذور Gymnosperms تحتوى على ثغور فيما عدا القليل من الأنواع المائية (11) . قد وجدت ثغور فعالة وظيفيا بين :

سيكادس^(١) cycads (50) والسراخس ferns (60) وذيل الحصانيات horsetails (18) والحزازيات المنبطحة liverworts والحزازيات القائمة (15) mosses . من ذلك يظهر أن الثغور^(٢) تنتشر في المملكة النباتية ، ويظهر أن الطحالب والفطريات هما المجموعتان النباتيتان التي تخلوان من الثغور .

الحركة الثغرية Stomatal Movement

تناولت الدراسات العديدة موضوع ميكانيكية فتح وغلق الثغور . عرفت حركة الثغور بصفة عامة بأنها الإستجابة المباشرة للزيادة أو النقص للجهد الأزموزى للخلايا الحارسة . والتغير في الجهود المائية الناتج من التغيرات الأزموزية يسبب تحرك الماء إلى أو من الخلايا الحارسة . لو تحرك الماء إلى الخلايا الحارسة فإن تلك الخلايا تنبسط expand (أى تصبح أكثر امتلاءً) ولو تحرك الماء خارجاً من تلك الخلايا فإنها تصبح مرتخية flaccid ، وعند امتلاء الخلايا الحارسة فإن الثغر يفتح ، وعندما ترتخى الخلايا الحارسة فإن الثغر يغلق . ولكي يتأثر هذا التحرك للماء فلا بد أن يحدث تبادل تغيرى بين الخلايا الحارسة وكل من خلايا النسيج الوسطى وخلايا بشرة الورقة المحيطة . وتولد جهود أزموزية أكثر سالبية في الخلايا الحارسة لا بد أن تسبب تولد في تدرج الجهد المائى في

(١) من معرات البذور رتبة الخروطيات عائلة السيكس (خف الجمل) Cycadaceae .

(٢) أو أشباه الثغور .

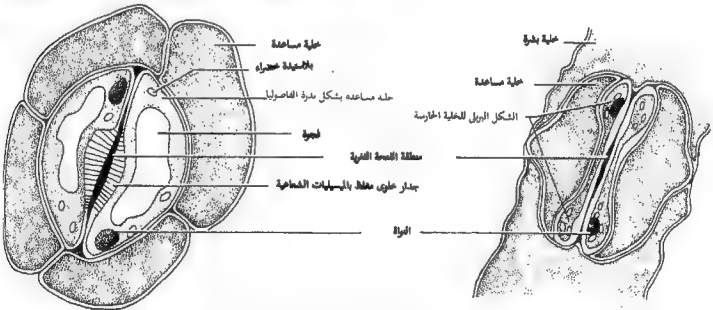
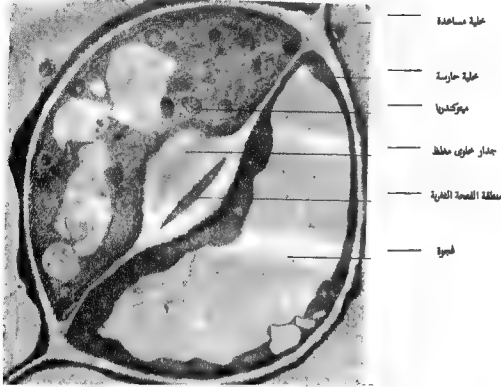
الاتجاه العكسى ولا بد أنه يتدفق الماء خارجاً من الخلايا الحارسة إلى الخلايا المجاورة .
العوامل التى تسبب هذا التضارب والاختلاف للجهد الأزموزى للخلية سوف تشرح فيما
بعد فى هذا الفصل .

تشرح و سيتولوجيا الثغر Anatomy and Cytology of Stoma

بالرغم من أن الثغر فى الامتلاء هو القوة الحركية المسببة لفتح وغلق الثغور إلا أن
الصفات الغير عادية المميزة لجدار الخلية الحارسة تسبب فتح الثغور بالكيفية التى تحدثها
تلك الصفات . فاللويقات الدقيقة للسليولوز تترتب فى جدار الخلية الحارسة كعبرى (أى شعاعياً radially) (أى من فتحة الثغر إلى الخارج ونسبياً عمودياً على الفتحة) عن
كونها تترتب طولياً أو على امتداد طول الجدار . هذا الوضع لسليولوز اللويقات الدقيقة
يسمى بالترتيب الميسلى الكعبرى أو الشعاعى radial micellation . كما أن جدار الخلية
الحارسة المواجه للفتحة الثغرية أسمك من الجدار الخارجى ، والذى من المحتمل أنه يرجع
إلى تداخل نهايات اللويقات الدقيقة الشعاعية فى هذه المنطقة . وبالتالى فإن زيادة ضغط
الامتلاء على مثل هذا التركيب المختلف نسبياً فى تغليظ جدره يجعل بالخلية مناطق أكثر
مطاطية فى جدارها وبالتالى فى شكل انبساطها . وبالعكس ، فإن مقاومة جدار الخلية
الأسمك عند السطح المقابل للخلية الحارسة الأخرى والترتيب الشعاعى لسليولوز
اللويقات الدقيقة الذى سبق فهيات الخلية الحارسة للزيادة فى الطول والانبساط المتباعد
عن بعضها البعض وبالتالى تتكون الفتحة أى فتحة الثغر . مظهر الخلايا الحارسة يختلف
فى صفاته عن خلايا البشرة المحيطة بتلك الخلايا (أنظر شكل ٤ - ٣) . الخلايا
الحارسة لبعض الأنواع النباتية ، وخاصة النجيليات التى تأخذ شكل رافعة الأثقال
(الدُمبل dumbbell) وتراقفها وتساعد خلايا بشرية تختلف بدورها عن بقية خلايا
البشرة . تلك الخلايا التى ترافقها تسمى بالخلايا المُعيّنة subsidiary cells أو الخلايا
المساعدة accessory .

صورة أخرى مميزة للخلايا الحارسة ألا وهى احتوائها على البلاستيدات الخضراء ،
فخلايا البشرة لا تحتوى على بلاستيدات خضراء وقياس المطياف الضوئى الدقيق
microspectrophotometrically المتحصل عليها للامتصاص الطيفى للبلاستيدات الخضراء
للخلايا الحارسة يدل على أنه مشابه لذلك الذى حصل عليه من البلاستيدات الخضراء
لنسيج الورقة الأوسط (الميزوفيل) وبالتالى يدل ذلك على وجود كل من كلوروفيل أ ،
وب (61) . عملية التمثيل الضوئى أو الفسفرة الضوئية غير الدائرية (التى سوف تشرح

فيما بعد) تأخذ طريقها في الخلية الحارسة ، ولكنها عند معدل منخفض بالمقارنة بخلية الميزوفيل .



شكل ٤ - ٣ : صورة إلكترونية دقيقة ، ورسم لغر الفاصوليا (*Phaseolus vulgaris*) (على اليسار) . لاحظ الفجوات الصغيرة والكبيرة في الخلية الحارسة . الثغر على اليمين المميز لبعض النجيليات . لاحظ الشكل البريلي^(١) للخللايا الحارسة .

(١) barbell- shaped الشكل البريلي يعني شكل راحمة الأتقال - انتفاخ في الطرفين واستدقاق الخسر)

العوامل المؤثرة على الحركة الثغرية Factors Affecting Stomatal Movement

العوامل البيئية التي لها التأثير الأكبر على فتح وغلق الثغور هي : الضوء ، ووجود كلا من البوتاسيوم والكلوريد وملات الهيدروجين hydrogen malate ، وتركيز ك⁺ ، ونقص الماء ، وحمض الأبسيسك والحرارة .

الضوء Light :

بصفة عامة تنفتح ثغور الورقة عند تعرضها للضوء وتستمر مفتوحة تحت ظروف الإضاءة المستمرة ما لم تصبح بعض العوامل الأخرى مُحددة، وتقل الثغور عند تعرضها للإظلام . كمية الضوء اللازمة لإحداث أقصى فتح للثغور تختلف باختلاف الأنواع النباتية ولكنها أقل عن تلك اللازمة لأقصى تمثيل ضوئي . على سبيل المثال الكثافة الضوئية اللازمة لإحداث أقصى فتح للثغور أنسجة ورقة الدخان هي فقط ٢٥٠ شمعة قدم (63) . إلا أن الكثافة الضوئية اللازمة لإحداث أعلى تمثيل ضوئي لهذا النوع هي أعلى عن تلك اللازمة لإحداث فتح الثغور . يمكن إستئالة فتح ثغور بعض الأنواع النباتية بالضوء الساطع للقمر (33) . نباتات التمثيل الحمضي العصاري التشحمي crassulacean acid metabolism (CAM plants) تظهر ثغورها سلوكاً مغايراً في كون تلك الثغور تفتح ليلاً وتقل خلال النهار . سوف نتناول تلك النباتات فيما بعد .

يوجد العديد من الاستثناءات عن القاعدة العامة في أن الثغور المعرضة للضوء تبقى مفتوحة وتلك المعرضة للإظلام تبقى مغلقة . ثغور بعض النباتات تغلق بعد نحو ثلاث ساعات من غروب الشمس . ومن أمثلة النباتات التي لها هذا النوع من الثغور كل من البطاطس ، والقرع العسلي ، والبصل والكرنب . إلا أن ثغورها يمكن حثها على الغلق حتى في منتصف النهار لو أن النباتات تتعرض للذبول . بينما ثغور الأكوستيم ⁽¹⁾Equisetum تظل مفتوحة باستمرار حتى تحت ظروف الذبول الشديد (30) . ثغور معظم النجيليات تفتح لمدة ساعة إلى إثنين فقط خلال اليوم . وفي الحقيقة قد نشر براون وبرات Brown and Pratt (6) أن عديداً من النجيليات ذات الموطن الجاف يظهر أن لها ثغوراً لا تُترك الشعور للانفتاح .

أشارت دراسة تأثير طول الموجات الضوئية المختلفة على فتح ثغور ورقة الدخان أن بعض طول الموجات لها تأثير أكثر عن البعض الآخر ، فلا تنفتح الثغور عند تعرضها إلى الإشعاع الأحمر البعيد أو إشعاع المنطقة فوق البنفسجية (64) ، ويحدث الفتح الجيد

(١) يعرف عربياً بجنس ذيل الحصان وهو يتبع قبيلة النباتات الوعائية الأولية صف sphenopsida .

للثغور عندما تتعرض للمنطقة الحمراء أو الزرقاء من الطيف ولا يحدث فتح للثغور إذا تعرضت للمنطقة الخضراء من الطيف المرئي .

وقد تم الحصول على نفس النتائج مع ثغور السينيسيو (Senecio)^(١) . استجابة الثغور لمتغير الطول موجيات تتشابه مع التفاعل الموجي لتمثيل الأدنوزين ثلاثي الفسفات (ATP) في البلاستيدات الخضراء المعزولة (4) . سوف نعود للدراسة العميقة لإنتاج ATP في البلاستيدات الخضراء عندما نتناول بالشرح التمثيل الضوئي .

ما الذي يحدث بالضوء لكي تفتح الثغور ؟ قد افترض الباحثون الأوائل أن الخلايا الحارسة عندما تتعرض للضوء والحرارة يزداد بها حاصل المركبات النشطة أزموزياً خلال عملية التمثيل الضوئي . وبعد هذا الرأي يعني أن جهداً أزموزياً أكثر سالبة ينتج وبالتالي زيادة الامتلاء الناتجة تسبب فتح الثغر . إلا أن التمثيل الضوئي يحدث في الخلية الحارسة عند أدنى معدل له وبالتأكيد غير ذي قيمة لكمية المركبات النشطة أزموزياً اللازمة لإتاحة استجابة الثغور للضوء ، وقد لاحظ العديد من الباحثين ظواهر غريبة منها أن المحتوى النشوي للخلايا الحارسة يرتفع في الظلام ويقل في الضوء (32, 33, 48) ، بينما في خلايا البشرة الأخرى وخلايا نسيج الورقة الوسطى يحدث العكس بالضبط (20) .

لاحظ ساير (48) Sayre أيضاً في أبحاثه على نبات الحميض الأسباني (Rumex patientia) أن الثغور حساسة للتغير في pH . وعلى العموم يحفز الـ pH المرتفع فتح الثغور أما الـ pH المنخفض فيحفز قفل الثغور . وبالتالي لاحظ الباحثون أن تعريض الخلايا الحارسة للإضاءة في العديد من الأنواع النباتية يسبب زيادة في pH وإعادة لها إلى الظلام يشجع انخفاض الـ pH في الخلايا الحارسة (49,51) . وارتفاع pH يكون مصحوباً بنقص النشا وزيادة في السكريات المختزلة النشطة أزموزياً وبالتالي ينتج زيادة في الامتلاء . والاستجابة العكسية تحدث عندما ينخفض pH . وقد فسّر ين وتنج (62) Yin and Tung تأثير pH فقد لاحظا وجود إنزيم الفسفوريليز في البلاستيدات الذي يشجع تحلل النشا عند pH 7 بينما يشجع هذا الإنزيم تكوين النشا عند pH 5 فمن المحتمل أن الـ pH يعمل على تنظيم محتوى « النشا - السكري من خلال تنظيم عمل إنزيم الفسفوريليز » وبالتالي تحرك الماء إلى أو من الخلايا الحارسة . استخلصت كميات قليلة جداً من السكريات النشطة أزموزياً من الخلايا الحارسة ، وقد افترضت الأبحاث المكتملة لذلك أن الفسفوريليز يعمل أساساً بصفة أولية

(١) إحدى أجناس العائلة المركبة وقد يعرف باسم جنس البابونج أو جنس السنابر

(٢) قد يعرف باسم الحميض الأسباني Spline- Dock وهو من العائلة البوليجونية Polygonaceae

في تحليل النشا أكثر منه في بنائه (34) . وحتى اليوم لا يوجد تفسير كافٍ مبنى على أساس بناء السكر في الخلايا الحارسة والذي يسبب تغير امتلائها .

البوتاسيوم والكلوريد والهيدروجين والأحماض العضوية

Potassium, chloride, hydrogen and organic acids:

تدل الملاحظات العديدة أن امتلائية الخلايا الحارسة للعديد من الأنواع النباتية تنظم بواسطة K^+ ، Cl^- ، H^+ والأحماض العضوية .

تتراكم كمية كبيرة من K^+ في الخلايا الحارسة عندما تتعرض للضوء (22, 12) . وبالرغم من أن هذه العملية لم تعرف بعد بالكامل ، إلا أن الضوء يبدو أنه يحث التحرك النشط لأيون K^+ من الخلايا المحيطة إلى الفجوات العصارية للخلايا الحارسة . يصاحب تراكم البوتاسيوم أيضاً التحلل في النشا وتكوين الحمض العضوى (غالباً حمض المالك) (45) malic acid ، وبالتالي زيادة الـ pH . وتراكم K^+ يظهر أنه يرجع إلى عملية التحول النشط والتي فيها تضخ البروتونات (H^+) خارجة من الخلية الحارسة إلى الخلايا المساعدة . وزيادة على ذلك ، في بعض وليس بالضرورة في جميع الأنواع النباتية ، عند هجرة أيونات K^+ فإنها تكون مصحوبة بـ Cl^- ، تلك الأنيون الذي يظهر أنه يتحرك كاستجابة للاختلاف الكهربى الذى نشأ عن امتصاص الخلايا الحارسة للـ K^- .

يتكون في الخلايا الحارسة للأوراق المضاعة الأحماض العضوية خاصة حمض المالك كبروتون (H^+) يتحرك من الخلايا الحارسة إلى الخلايا المساعدة . تتعادل الأنيونات العضوية (غالباً المالات malate) داخل الخلايا الحارسة بدخول البوتاسيوم . لذلك فإن الأزموزية وبالتالي الجهود المائية تصبح سالبة جداً في الخلايا الحارسة وذلك بسبب وجود Cl^- ، K^+ وملات البوتاسيوم أو ثنائى ملات البوتاسيوم أو كلاهما .

تدرج الجهد المائى ينشأ من الخلايا المساعدة إلى عصير الخلية الحارسة والتي ينتج عنها تحرك الماء ، ويزداد الامتلاء ، وفتح الثغور . ما الذى يتسبب في تكوين الأحماض العضوية ؟ هذا الموضوع ما هو إلا تخمين في الوقت الحاضر . إحدى الافتراضات توصى بأن مستويات نسبية من ثنائى أكسيد الكربون في الخلايا الحارسة تنظم عملية تمثيل الأحماض العضوية (31) .

تركيز ك_٢ CO₂ : CO₂ Concentration

الثغور حساسة تماماً لتباين تركيز CO₂ . على سبيل المثال ، وتحت الظروف التجريبية ، يمكن استمالة فتح الثغور حتى في الظلام بتخفيض تركيز CO₂ تحت مستوى التركيز العادى الموجود في الهواء الجوى (28, 44, 45, 53) وزيادة تركيز CO₂ فوق المستوى العادى الذى يوجد في الهواء الجوى يسبب غلق الثغور حتى مع التعرض للإضاءة وفي الحقيقة يمكن استحثاث غلق الثغور فقط بالتنفس فوق الأوراق^(١) (35) .

يبدو أن تركيز CO₂ في المسافات بين خلوية داخل أنسجة الورق هو الذى يتحكم أساساً في حركة الثغور وليس تركيز CO₂ في الهواء الخارجى المحيط بالورقة . فالثغور التى تغلق بسبب تعرضها لتركيز عالى من CO₂ لا تفتح بسرعة عند نقلها إلى جو خال من CO₂ في الظلام . والافتراض المنطقي لذلك هو أن تركيز CO₂ في المسافات البينية للورقة يظل عالى ويثبط الانفتاح الثغرى . إلا أن التعريض للضوء يسبب فتح الثغور وذلك بسبب استهلاك CO₂ الموجود في المسافات بين خلوية في عملية التمثيل الضوئى . والثغور الموجودة في المناطق غير الكلوروفيلية للأوراق المبرقشة تستجيب للضوء والظلام ببطء شديد عن تلك التى توجد في المناطق الكلوروفيلية . من المحتمل أن يكون ذلك راجعاً إلى التحول البطيء في تركيز CO₂ في المسافات البينية المصاحبة للمناطق اللاكلوروفيلية .

شكل ٤ - ٤ يوضح لوحة تتبعية للإحتمالات الحادثة التى تتدخل في فتح الثغور .

نقص الماء وحمض الأبسيسيك : Water deficits and abscisic acid

عندما يزيد معدل النتح عن معدل الامتصاص لأى فترة من الوقت ، فإن نقص الماء ينشأ في النبات . هذا النقص ربما يوجد حتى تحت الظروف المفضلة للامتصاص الجيد ، وعادة ينتج عنه الذبول الأولى incipient wilting ، وهى الحالة التى يبدأ فيها ذبول الأوراق بالرغم من أن الذبول لا يرى بالعين . تحت ظروف نقص الماء فإن الفتحات الثغرية للعديد من نباتات المناطق الوسطية (أى ذات الرطوبة الوسطية mesophytes) سوف تغلق ، وبالتالي النقص الملحوظ في النتح . بالإضافة إلى ذلك ، فقد وجد الباحثون أن حمض الأبسيسيك (ABA) سوف يتراكم في أوراق النباتات التى تعاني من الإجهاد المائى (16, 17)

(١) بالطبع يرجع ذلك لاحتواء هواء الزفير على نسبة أعلى من ك_٢ عن الهواء الجوى .

(19) وعندما يضاف حمض الأبسيسيك للأوراق الملتصقة بالنبات أو إلى شرائط البشرة فإنه يُنشط قفل الثغور . ويعتقد علماء النبات الآن أن الهرمون النباتي الأبسيسيك هو المنظم الأساسى للأجهزة الثغرية لنباتات الإجهاد المائى . ومن أكثر الأبحاث الملفتة للنظر عن نشاط حمض الأبسيسيك جاءت من الدراسات التى أجريت على طفرة الطماطم الحثة بتشجيع أشعة X .

هذه الطفرة تدبل تحت ظروف إجهاد مائى قليل ، إلا أن ثغورها تقفل فقط بعد إضافة حمض الأبسيسيك . وبالرغم من أن الملاحظات بينت بسرعة وأيدت دور حمض الأبسيسيك فى نباتات الإجهاد المائى إلا أن السؤال عن دور هذا الهرمون ما زال بدون إجابة . وما زلنا لا نعرف بعد المشجع أو المنشط الذى يسبب زيادة مستويات حمض الأبسيسيك ، ولا مكان تمثيله فى الخلية ، ولا الميكانيكية التى بها ينظم قفل الثغور .

الحرارة Temperature :

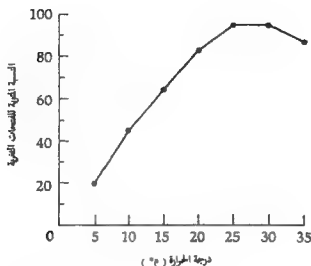
عندما تكون العوامل الأخرى غير محددة ، فإن زيادة الحرارة تسبب زيادة فتح الثغور . أوضح ولسون (57) Wilson أن ثغور الكاميليا ^(١) Camellia والتمر حنة ^(٢) privet ، والقطن Cotton تظل مقفلة تحت الإضاءة المستمرة عندما تكون الحرارة أقل من صفره م ، وعندما تزداد الحرارة فإن فتح الثغور فى جميع النباتات الثلاثة يزداد . إلا أنه فى القطن والبصل يقل فتح الثغور عند درجة حرارة تفوق ٣٠ °م (أنظر شكل ٤ - ٥) . قفل الثغور عند درجات الحرارة هذه ربما ترجع إلى التركيز العالى للـ فى المسافات البينية الناشئة عن زيادة معدلات التنفس (19) .

العوامل المؤثرة على معدل النتح Factors Affecting Rate of Transpiration

الصفات الأخرى للنبات بجانب الحركة الثغرية ، معروف أنها تؤثر على معدل النتح . النسبة بين الجذر إلى المجموع الخضرى root-shoot ratio ، ومساحة وتركيب الورقة لها تأثير ملحوظ على فقد الماء من النبات . العوامل البيئية - الضوء ورطوبة الهواء والحرارة والرياح وماء التربة الميسر ، جميعها سوف تؤثر على انحدار تدرج الجهد المائى بين الداخل والغلاف الخارجى للورقة ، وسوف تؤدي بالتالى إلى التأثير على معدل النتح .

(١) إحدى أجناس العائلة Thesaceae

(٢) (Ligustrum) إحدى أجناس العائلة Oleaceae .



شكل ٤ - ٥ : تأثير درجات الحرارة على نتح ورقة القطن تحت تأثير إضاءة ثابتة .

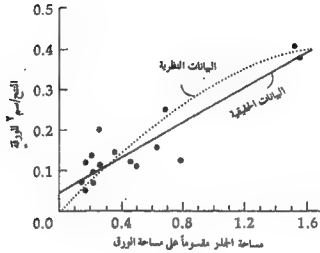
From C.C. Wilson 1948. Plant Physiol. 23: 5.

عوامل النبات Plant Factors

نسبة الجذر للمجموع الخضرى Root-shoot ratio :

عندما تكون جميع الظروف مواتية للنتح الجيد ، فإن كفاءة سطح الامتصاص (سطح الجذر) والسطح الناتج (سطح الورقة) هما المتحكمتان في معدل النتح . فلو أن امتصاص الماء يكون أقلًا من النتح فإن النبات سوف يعاني من نقص الماء داخله ، وبالتالي سوف يقلل النتح . وجد باركر (42) Parker أن النتح يزداد بزيادة نسبة الجذر إلى الساق (أنظر شكل ٤ - ٦) . ينتج السورجيم^(١) Sorghum (الذرة الرفيعة) بمعدل أعلى لوحدة مساحة الورقة عما يحدث لمثيله في الذرة الشامية^(٢) Corn فقد أوضح (40) Miller أن نمو الجذر الثانوى في الذرة الرفيعة يكون أكثر تطوراً عنه في الذرة الشامية ، وهذا النمو والتطور ربما يكون السبب الرئيسى في اختلاف معدلات النتح في هذين النباتين ، وبمعنى آخر أن المجموع الجذرى للذرة الرفيعة يمد النبات بماء أكثر عبر المجموع الخضرى عما يقدمه المجموع الجذرى للذرة الشامية .

(١) جنس من أجناس العائلة النجيلية يتبعه الذرة الرفيعة من محاصيل الحبوب التى تزرع في كل من صعيد مصر والسودان والمقصود هنا هو الذرة الرفيعة واسمها العلمى (Sorghum vulgare) وقد يعرف في بعض الأحيان بالذرة العويجة ، وهو يشبه الذرة الشامية قبل خروج أزهاره الطرفية .
(٢) قد يعرف باسم الذرة الهندية .



شكل ٤ - ٦ : فقد الماء بالجرام لكل سم^٢ من مساحة الورقة في اليوم (صنوبر تدا loblolly pine)^(١) رسمت بالنسبة لمساحة الجذر مقسوماً على مساحة الورقة بالسنتيمتر المربع .

From J. Parker, 1949. Plant Physiol 24: 739 .

مساحة الورقة Leaf area

من المنطق أن نفترض أنه كلما كبرت مساحة الورقة زاد فقد الماء . هذا الافتراض صحيح ، إلا أن التناسب بين مساحة الورقة وفقد الماء غير صحيح (30) . على أساس كل وحدة مساحة ، فإن النباتات الأصغر في العادة تنتج بمعدل أكبر عما يحدث في النباتات الأكبر . لاحظ في جدول ٤ - ٤ (40) أنه بالرغم من أن النبات الأكبر يفقد ماء أكثر ، إلا أن كمية الماء المفقود لوحدة المساحة يكون أكبر في النباتات الأصغر .

نزع الأوراق من النبات (أى تقليل مساحة الأوراق) ربما يزيد معدل النتج لكل وحدة مساحة لهذا النبات . لذلك فقد لاحظ كولنن (8) Cullinan وكيلى (24) Kelley أن تقليم أشجار الفاكهة يزيد من معدل نتجها لكل وحدة من مساحة الورقة ، إلا أن الماء الكلى المفقود يكون أعلى في الأشجار غير المقلمة . ربما تنشأ هذه الحالة من تلك الحقيقة ألا وهي أن المجموع الجذرى للأشجار المقلمة يمدّها بكمية أكثر من الماء إلى عدد أقل من الأوراق وبالتالي زيادة كفاءة النتج .

جدول ٤ - ٤ : الماء الكلى المفقود خلال فترة ست ساعات والماء المفقود لكل م^٢/ساعة بواسطة سلاتين مختلفتين من الدرة .

Source: From Plant Physiology by E.C. Miller. Copyright 1938 McGraw-Hill Book Company. Used with the permission of McGraw Hill Book Company.

النبات	مساحة الأوراق (سم ^٢)	H ₂ O الكلى المفقود خلال ست ساعات م ^٢	معدل الفقد م ^٢ ساعة بالجرام
(١) ذرة سلالة برنيسالين	14,568	918	629 ^١
(٢) ذرة سلالة شيبرد واين دلت	12,989	784	723

تركيب الورقة Leaf structure

نباتات المناطق الجافة (النباتات الصحراوية) فى العادة تظهر عدداً من التحورات التركيبية خاصة فى أوراقها . فربما لأوراق تلك النباتات طبقة أديم سميكة وجدر خلوية سميكة ، وخلايا برنشيمية عمادية ذات تطور على ، وثغور غائرة ، وتغطى بشعيرات بَشْرِيَّة مَيْتة وهكذا . تلك المميزات التى تؤثر على فقد الماء ربما تلاحظ بوضوح بمقارنة أوراق كل من المناطق الجفافية ونباتات المناطق الوسطية الرطوبة mesophytic للعيش تحت ظروف الجفاف جنبا إلى جنب . وسوف يُرى الذبول على أوراق مناطق الرطوبة الوسطية قبل ظهورها على أوراق المناطق الجفافية بمدة طويلة . مقاومة أوراق المناطق الجفافية لفقد الماء والذبول هو الوظيفة الأولية الأساسية لطبقة الأديم السميكة وكفائتها . وتحت ظروف الجفاف فإن الثغور تغلق وحيث يمثل النتج الأديمى الفقد الأساسى للماء .

قد لاحظ العديد من الباحثين أن الإمداد الكافى للماء يؤدى إلى أن معدل النتج لأنواع الجفافية ربما يكون أعلى عن مثيله لأنواع المناطق وسطية الرطوبة . وربما ترجع هذه الحالة جزئياً إلى العدد الأكبر من الثغور لوحدة المساحة ، والإمتداد الأكثر للتعريق فى أوراق المناطق الجفافية بالمقارنة بأوراق المناطق وسطية الرطوبة . وربما نلاحظ الفرق فى تعدد الثغور والتعريق فى نفس الأنواع النباتية النامية تحت ظروف الرطوبة والجفاف . عامل آخر من الممكن أن ينتج عنه معدل أعلى من النتج بواسطة أوراق النباتات الجفافية

(١) اسم السلالة يدل على إنها مقاومة للملوحة .

(٢) اسم السلالة يدل على أنها يفضاء حلوة مستنة .

هى سطوحها الداخلية الكبيرة المبخرة - والتي تعنى أسطح جدر خلوية أكثر تتعرض للجو الداخلى عن تلك الحالة بصفة عامة لأوراق المناطق وسطية الرطوبة (61, 62) .

لا بد أن نتذكر أن المعدلات الأعلى من النتح فى نباتات المناطق الجفافية بالمقارنة بنباتات المناطق الوسطية الرطوبة توجد فقط تحت ظروف فتح الثغور . وإذا أردنا أن نكون أكثر دقة فى التعبير فإنه يمكن أن نقول أن معدل النتح الثغرى لنباتات المناطق الجفافية يزيد عن ذلك لنباتات المناطق وسطية الرطوبة .

العوامل البيئية Environmental Factors

أكثر العوامل البيئية المؤثرة على معدل النتح هى : الضوء ، ورطوبة الهواء ، والحرارة ، والرياح ، وميسورية ماء التربة . وبالرغم من أننا سوف نتناول بالشرح تأثير كل من هذه العوامل على حدة إلا أن النبات فى عيشته الطبيعية يقع تحت تأثير عديد من تلك العوامل فى أى وقت من الأوقات . وربما يزيد أو يقلل عامل ، تأثير عامل آخر .

الضوء Light :

يحتل الضوء المركز الأساسى بين تلك العوامل المؤثرة على النتح حيث أن له التأثير الأساسى على حركة الثغور . ثغور النبات المعرضة للضوء تُفتح وتسمح بزيادة النتح . فى الظلام تغلق الثغور وبالطبع يتوقف النتح (الثغرى) . وتأثير العوامل الأخرى البيئية بالتالى يتوقف على وجود الضوء . وفى حالات استثنائية خاصة نباتات التمثيل الحامضى العصارى التشحمى (CAM) تغلق ثغورها فى الضوء .

رطوبة الهواء Humidity of air :

قبل أن نغطى موضوع تأثير الرطوبة على النتح ، لا بد أن نشرح بعض الاصطلاحات المستخدمة فى شرح محتوى الهواء من الرطوبة . معظمنا يعرف اصطلاح « الرطوبة النسبية » "relative humidity" . لما كان هناك تناسب مباشر بين الضغط البخارى وتركيز بخار الماء فى الجو ، فإن الرطوبة النسبية ما هى إلا تعبير لنسبة الضغط البخارى الفعلى إلى الضغط البخارى للجو عند التشبع لنفس درجة الحرارة . على سبيل المثال الجو عند درجة حرارة ٢٠° م يتشبع ببخار ضغطه ١٧,٤٥ مم زئبق وله رطوبة

نسبية ١٠٠٪ . ولو أن الرطوبة النسبية عند درجة حرارة ٢٠° م هي ٥٠٪ إذن لا بد أن يكون الضغط البخارى = ٨,٧٧ مم زئبق ، وعند ١٠٪ رطوبة نسبية لابد أن يكون ١,٧٥٤ مم زئبق .

من أجل الأغراض المستخدمة في فسيولوجيا النبات فإن استخدام اصطلاح الضغط البخارى يكون أنسب من استخدام الرطوبة النسبية . على سبيل المثال عند ٥٠٪ رطوبة نسبية فإن الضغط البخارى للجو ربما يكون أى رقم من القيم ، معتمداً على درجات الحرارة (جدول ٤ - ٥) . الضغط البخارى عند ٥٪ رطوبة نسبية وعند درجة حرارة ٤٠° م يكون ٢٧,٦٦ مم زئبق . عند صفر° م فهو ٢,٢٩ مم زئبق . والفرق بين الضغط يساوى ٢٥,٣٧ مم زئبق . إذا أوجدنا علاقة هذه الأرقام بمعدل البخر من سطح رطب إلى الهواء المحيط عند ٥٠٪ رطوبة نسبية . فإننا نلاحظ أن البخر لا بد أن يسير أكثر سرعة عند درجة حرارة ٤٠° م عنه عند درجة حرارة صفر° م وانحدار الضغط البخارى vapor pressure gradient لا بد أن يكون أكثر سرعة عند ٤٠° م (٥٥,٣٢ - ٢٧,٦٦ مم زئبق) عنه عند درجة حرارة صفر° م (٤,٥٨ - ٢,٢٩ مم زئبق) .

التغير في درجات الحرارة أو الضغط البخارى يمكن أن يغير الرطوبة النسبية الارتفاع أو الانخفاض في الحرارة بدون تغير في الضغط البخارى سوف يسبب على التوالى انخفاض أو ارتفاع في الرطوبة النسبية . والارتفاع أو الانخفاض في الضغط البخارى بدون التغير في درجات الحرارة لا بد أن يكون مصحوباً على التوالى بارتفاع أو انخفاض الرطوبة النسبية .

الجو الداخلى للورقة يعتبر بصفة عامة مشبع أو قريب من التشبع . بينما الجو الخارجى يكون في العادة في حالة غير مشبعة . تدرج الضغط البخارى (تدرج الجهد المائى) المتكون بالتالى بين الجو الداخلى والخارجى ، يسمح لبخار الماء بالانتشار خلال الثغور من المنطقة ذات الضغط البخارى العالى (جهد مائى أقل سالبية) إلى المنطقة الأقل ضغط بخارى (جهد مائى أكثر سالبية) . كلما زاد انحدار التدرج زادت سرعة حدوث عملية النتح . لو أن الضغط البخارى للجو الداخلى يظل ثابت ، فإن تدرج انحدار الضغط البخارى ربما يزداد أو ينقص على التوالى بالزيادة أو النقص بدرجات حرارة الجو . وبمعنى آخر ، فإن الجو الخارجى يمكن أن يسحب بخار ماء أكثر عند درجات

الحرارة الأعلى وأقل عند درجات الحرارة الأقل . إلا أن المحتوى المائي للجو الداخلى للورقة سوف يظل عند أو قريب من نقطة التشبع عند كل من درجات الحرارة العالية والمنخفضة . وبالتالي عندما يكون المحتوى المائي أو الضغط البخارى للجو الداخلى يظل ثابت ، فإن الزيادة فى درجات الحرارة ستسبب زيادة فى انحدار الضغط البخارى .

جدول ٤ - ٥ : العلاقة بين الضغط البخارى والرطوبة النسبية عند درجات حرارة مختلفة .

الضغط البخارى ، م زئبق عند القيم المختلفة للرطوبة النسبية						
درجة الحرارة ، °م	0	20%	40%	60%	80%	100%
0	0	0.92	1.83	2.75	3.66	4.58
10	0	1.84	3.68	5.53	7.37	9.21
20	0	3.51	7.02	10.52	14.03	17.54
30	0	6.36	12.73	19.09	25.46	31.82
40	0	11.06	22.13	33.19	44.25	55.32

لو أن الضغط البخارى الداخلى يساوى ٨,٧٧ مم زئبق فإنه لا بد أن يعادل ٥٠٪ رطوبة نسبية عند درجة حرارة ٢٠° م . عند ٢٠° م فإن الجو الداخلى له ضغط بخارى يساوى ١٧,٥٤ مم زئبق . لو رفعنا درجة الحرارة إلى ٣٠° م وحفظنا الضغط البخارى للبيئة الخارجية ثابت عند ٨,٧٧ مم زئبق ، فإن الفرق فى الضغط البخارى بين الجو الداخلى والخارجى يزداد . وبإنقاص درجة الحرارة إلى ١٠° م وأيضا حفظنا الضغط البخارى للجو الخارجى ثابت ، يمكننا إنقاص الفرق بين الإثنين كما هو موضح فى جدول ٤ - ٦ .

لو ظلت درجات الحرارة ثابتة فإن تدرج الضغط البخارى (تدرج الجهد المائى) بين الجو الداخلى والخارجى ربما يزداد أو ينقص على التوالى بإنقاص أو بزيادة الضغط البخارى للجو الخارجى . بالطبع لو أن الضغط البخارى للجو الداخلى والخارجى يكونان متساويان فإنه لا يحدث نتح .

جدول ٤ - ٦ : الوضع النظري يوضح الفرق بين الضغط البخارى بين الجو الداخلى والخارجى للورقة .

درجات الحرارة الداخلية والخارجية (°م)	الجو الداخلى ، م زئبق (١٠٠٪ رطوبة نسبية)	الجو الخارجى ، م زئبق (الضغط البخارى ٨.٧٣ م زئبق)	الفرق ، م زئبق (قياس المنحدار الضغط البخارى)
10	9.21	8.77	0.44
20	17.54	8.77	8.77
30	31.82	8.77	23.05

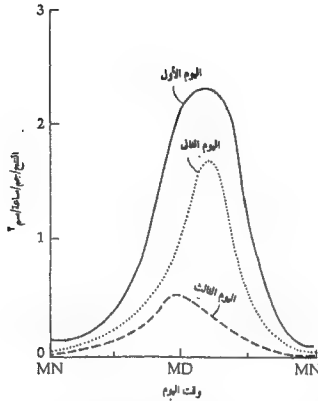
الحرارة Temperature :

لو أن الظروف الأخرى ثابتة ، فإن الزيادة فى الحرارة (داخل المدى الحرارى الفسيولوجى) دائماً فى الغالب تسبب زيادة فى معدل النتح . هذه الظاهرة ترجع لتأثير الحرارة على الحركة الثغرية وتدرج الجهد المائى . تغلق الثغور بصفة عامة عند درجات الحرارة التى تقترب من صفر° م ، وتفتح بإطراد عندما تزداد درجات الحرارة حتى حوالى ٣٠° م (أنظر شكل ٤ - ٥) .

وبالإضافة لتأثير الحرارة على فتح الثغور ، فإن زيادة الحرارة تزيد المنحدار التدرج بين الجو الداخلى والجو الخارجى للورقة .

قد افترضنا أن حرارة الورقة والهواء متساويان ، إلا أن هذا الافتراض لا يكون صحيحاً دائماً . التراكيب النباتية العصارية fleshy أو السميكة نسبياً ، مثل الثمار ، والسيقان والأوراق السميكة عادة أغنى فى حرارتها فوق تلك للهواء المحيط عند تعرضها لضوء الشمس (30) هذا العامل له تأثير على زيادة المنحدار تدرج الضغط البخارى بين الجو الداخلى والخارجى .

وبسبب أن الحرارة أعلى خلال النهار وبسبب أن الضوء يحث الثغور للفتح ، فإن معدلات النتح دائماً فى الغالب تظهر « إيقاع اترافى يومى » « diurnal rhythm » « رتم يومى » أى معدلات عالية تحدث فى منتصف النهار ومعدلات قليلة أثناء الليل (أنظر شكل ٤ - ٧) .



شكل ٤ - ٧ : التغير في الإيقاع الأتزانى اليومي للنتح في الفاصوليا (*Phaseolus vulgaris*) كلما زادت جفافية التربة خلال فترة مقدارها ثلاث أيام . الوقت منتصف الليل (MN) ومنتصف النهار (MD).
Figure 4-10 from W.M.M. Baron, 1967. *Physiological Aspects of Water and Plant life*. London: Heinemann. Reprinted by permission

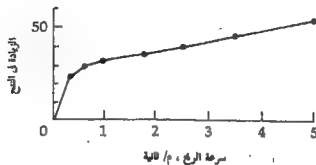
الرياح Wind:

الهواء في المناطق المعتدلة للأوراق الناتحة يصبح مشبعاً أكثر فأكثر ببخار الماء . ونحن نعلم أنه تحت هذه الظروف فإن انحدار الضغط البخارى يتناقص ومعدل النتح يتناقص بالتالى . إلا أنه لو الرياح حملت بخار الماء الذى تركز فوق سطح الورقة فإن معدل النتح يزداد مرة أخرى .

الزيادة في معدل النتح كنتيجة للرياح لا يتناسب مع سرعة الرياح كما هو واضح من شكل ٤ - ٨ (47) . العديد من الباحثين قد لاحظوا أنه عندما تتعرض النباتات للرياح فجأة ، فينتج زيادة حادة في معدل النتح ، يعقبها تناقص لهذه الزيادة . وتدل هذه الظاهرة أن تأثير الرياح على النتح لا بد أن تكون معقدة .

الرياح التى تمر على الأسطح المبخرة لها تأثير مبرد هام ، الأمر الذى يؤدي إلى تقليل انحدار الضغط البخارى وبالتالي معدل النتح . بالإضافة إلى ذلك فإن الرياح ذات

السرعة العالية ربما تسبب انفلاق الثغور . الرياح يمكن أن تسبب زيادة في معدل النتح ويمكنها أيضاً أن تسبب في غلق الثغور . وبالتالي فإنها تظهر كلاً من التأثير السالب والموجب على النتح .



شكل ٤ : تأثير سرعة الرياح على معدل النتح للسدر (أو الأرز) (*Chamaecyparis obtusa*)^(١)

From T. Satoo, 1962. Wind, transpiration and tree growth. In T. Kozłowski, ed., Tree Growth. New York : Ronald Press. Reprinted by permission of John Wiley & Sons, Inc.

ميسورية ماء التربة Availability of soil water :

إمتصاص النبات للماء لفترة زمنية قصيرة ، ربما يقل عن معدل خروج الماء خلال النتح دون أن يؤثر ذلك تأثيراً محسوساً على النبات . ولو طالقت هذه الحالة فإن نقص الماء داخل النبات سوف ينشأ ، وسوف يذبل النبات . وميسورية ماء التربة لجذور النبات وكفاءة امتصاصه لها أهميتها العميقة على معدل النتح .

مدلولية أهمية النتح Significance of Transpiration

التأثير المبرد Cooling Effect

قيمة أو عدم قيمة النتح بالنسبة للنبات كان موضوع مجادلة بين علماء فسيولوجيا النبات لبعض الوقت . يرى البعض أن التأثير المبرد للنتح يحفظ النبات من أضرار الحرارة العالية . إلا أن النباتات النامية تحت الظروف التي فيها النتح غير ذى قيمة لا تزداد حرارتها مما يدل على أن التأثير المبرد للنتح ليس له قيمة لإزالة الحرارة تحت أى بعد ،

(١) يتبع هذا النبات معرات البذور من العائلة Cupressaceae وقد يعر أحياناً باسم الميرو الكاذب أو مبرو

حيث توجد طرق أخرى لتبديد الحرارة - تلك هي فقد بالتوصيل Conduction ، وفقد بالحمل Convection ، وفقد بالتشعيع radiation .

التأثير على النمو والإنباء Effect on Growth and Development

حصل فاينبرجر (58) Winneberger على بعض الملاحظات الغير مباشرة تدل أن النتج ربما يكون له تأثير على نمو بعض النباتات . فقد لاحظ أن براعم الكمثرى الصلبة «الخشائي» Hardy pear تتوقف عن النمو تحت ظروف الرطوبة العالية ، وتحت نفس الظروف فإن نمو نبات عباد الشمس تقل لحوالى النصف عن المعدل الطبيعى . ولما كان النتج غير ذى قيمة تحت ظروف الرطوبة العالية ، فبقيد استنتج فاينبرجر أن النتج عامل أساسى لازم للنمو الجيد لهذين النباتين .

وعندما يزيد معدل النتج عن معدل الإمتصاص فإن نقص الماء ربما يحدث وربما يأخذ طريقه حتى الذبول . وجود هذه الظروف بالطبع تكون محددة للنبات ولو امتدت إلى الحالات الشديدة فإنها ربما تؤدي إلى موت النبات . وفى المناطق المناخية المعتدلة فإن خطر الجفاف ربما يحدث للنباتات التى تسقط أوراقها خلال أشهر الشتاء . فى بعض أيام الشتاء وأوائل الربيع فإن حرارة الهواء تكون مرتفعة لدرجة تسمح بحدوث كمية ملحوظة من النتج ، إلا أن التربة عادة ما تكون متجمدة أو قريبة من ذلك ، وتحت هذه الظروف حيث لا يحدث امتصاص للماء (26, 27) ، فإن النتيجة هى حدوث أضرار بالغة للمحروطينات .

تتأثر الأحماض الأمينية وبناء البروتين بظروف الإجهاد المائى (25, 7, 2) . ولا يتمتع فقط بناء البروتين بل أيضا يزداد تحلله . على سبيل المثال فقد وجد بارت ونايلور (2) Barnett and Naylor أن مستويات البروتين الذائب فى النجيل Bermuda grass تتناقص مع زيادة الإجهاد المائى . وتحت نفس الظروف هناك زيادة ملحوظة فى مستويات الأرجنين الحر وبصفة خاصة البرولين الحر . من المحتمل أن الحمض الأمينى البرولين يعمل كمركب تخزين خلال توقف بناء البروتين كنتيجة للإجهاد المائى . عند العودة إلى الظروف الطبيعية فلا بد من استهلاك الزيادة من البرولين لبناء بروتين جديد . جدول ٤ - ٧ يوضح التحول فى مستويات الأحماض الأمينية الحرة فى المجموع الخضرى للنجيل عندما يزداد الإجهاد المائى .

(١) ينبع العائلة النجيلية واسمه العلمى (Cynodon dactylon) وقد يعرف باسم حشيشة برمودا أو حشيشة باهاما أو النجيل .

جدول ٤ - ٧ : التغير في كميات الأحماض الأمينية الحرة للمجموع الخضرى للنجيل العادى مع زيادة الإجهاد المائى .

Source: From N.M. Barnett and A.W. Naylor. 1966. Amino acid and protein metabolism in Bermuda grass during water stress. *Plant Physiol.* 41: 1222.

الحمض الأمينى	المقارنة ($\mu\text{m/g dry weight}$)	إجهاد متوسط ($\mu\text{m/g dry weight}$)	إجهاد شديد ($\mu\text{m/g dry weight}$)
aspartic acid	11.8 \pm 8.9	4.5 \pm 1.8	8.4 \pm 3.5
asparagine; threonine	24.6 \pm 4.1	29.8 \pm 13.7	64.2 \pm 17.1
serine	9.9 \pm 2.3	8.3 \pm 2.7	11.0 \pm 4.5
glutamic acid	28.7 \pm 9.2	10.5 \pm 4.8	4.7 \pm 1.9
N			0.8 \pm 0.3
proline	<2.7	30.5 \pm 23.9	69.3 \pm 33.0
glycine	1.8 \pm 1.3	1.7 \pm 1.1	1.2 \pm 0.7
alanine	31.9 \pm 12.3	15.2 \pm 3.8	11.6 \pm 4.2
L-cystine			0.6 \pm 0.1
valine	2.1 \pm 0.7	3.5 \pm 1.6	7.0 \pm 2.1
isoleucine		0.9 \pm 0.4	1.2 \pm 0.4
γ -aminobutyric acid	3.2 \pm 2.1	7.0 \pm 4.1	4.3 \pm 1.4
U		0.8 \pm 0.2	1.5 \pm 0.9
ammonia	94.3 \pm 36.6	78.0 \pm 54.0	55.4 \pm 26.4
lysine	0.5 \pm 0.4	0.7 \pm 0.1	1.0 \pm 0.4
histidine		0.5 \pm 0.1	1.4 \pm 0.3
arginine		0.8 \pm 0.3	2.5 \pm 0.1
Totals	211.5	192.9	246.5

التأثير على امتصاص الأملاح المعدنية Effect on Mineral Salt Absorption

بسبب وجود كل من الأملاح المعدنية والماء جنباً إلى جنب في التربة ، وبسبب أن كلا منهما يمتص عن طريق الجذور ، فقد اعتقد علماء فسيولوجيا النبات الأوائل أن امتصاص الأملاح وانتقالها يأخذ طريقه نتيجة للنتج . فالكثير من الأبحاث والدراسات خلال الثلاثينات من القرن العشرين ، قد استقرت على أن الامتصاص الشائع للأملاح ما هو إلا عملية نشطة (أى تحتاج إلى طاقة أيضية) ، والقليل جداً من الأملاح يمتص سلبياً نتيجة لامتناس الماء (أنظر الفصل السادس) وبمجرد تفرغ الأملاح في أوعية خشب الجذر ، فإن النتج بالتأكيد يؤثر على انتقالها وتوزيعها في النبات . وفي هذا

الشأن فإن انسياب النتج يمثل كفاءة في انتقال وتوزيع الأملاح بمجرد امتصاصها بواسطة الجذور .

بعض الباحثين قد أشاروا أن كميات من الملح تمتص سلبياً وتقع تحت تأثير الشد النتحي . أوضح كل من هيلمو Hylmō (21) وكرامر (29 Kramer) وبترسون (43) Pettersson بعض الارتباط بين امتصاص الأيونات ومعدل النتج . لذلك فإن علماء النبات يعتقدون بالرغم من أن الامتصاص النشط للأملاح هو السائد ، إلا أن بعض الامتصاص السلبي يأخذ طريقه وهذا يقع تحت تأثير الشد النتحي . إلا أن النتج غير ضروري كقوة محركة لتوزيع الأملاح في النباتات وبالتالي فيتم توزيع الأملاح عندما تكون النباتات في حالة غير منتجة .

أسئلة

- ٤ - ١ أذكر العمليات المحتملة التى من خلالها يفقد الماء . إشرح كل عملية
- ٤ - ٢ أذكر الطرق المستخدمة فى قياس النتح . إشرح نظرية كل طريقة .
- ٤ - ٣ هل كل من ثغور ذوات الفلقة وذوات الفلقتين متشابهتان فى المظهر ؟ وهل كل منهما تفتح بطريقة واحدة ؟ .
- ٤ - ٤ ما أهمية البوتاسيوم فى فتح وغلق الثغور ؟
- ٤ - ٥ ما هى بعض التفسيرات القديمة لفتح وغلق الثغور ؟ وهل لها قواعد تجريبية وهل توجد ميكانيكية عامة لفتح وغلق الثغور ؟ إشرح .
- ٤ - ٦ إشرح من وجهة نظرك الخاصة لماذا تفتح ثغور نباتات التمثيل الحامضى العصارى التشحمى خلال الليل وتغلق خلال النهار ؟
- ٤ - ٧ أذكر بعض العوامل المؤثرة على فتح وغلق الثغور ، وكيف يمكن لهذه العوامل أن تدخل فى تنظيم السلوك الثغرى ؟
- ٤ - ٨ ما هى الدراسات التجريبية التى لا بد من إجرائها لإثراء نباتات الخواصيل التى يرغب فى زراعتها فى البيئة الجافة ؟
- ٤ - ٩ ما هى مضادات النتح وكيف تعمل ؟
- ٤ - ١٠ هل عملية النتح لازمة لتبريد النباتات فى المناطق المعتدلة ، خاصة فى منتصف النهار ؟ إشرح .

قراءات مقترحة

- Aylor, D.E., J.-Y. Parlange, and A.D. Krikorian. 1973. Stomatal mechanics. *Am. J. Bot.* 60:163-171.
- Clark, C. 1970. *The Economics of Irrigation*. London: Pergamon Press.
- Dixon, H.H. 1914. *Transpiration and the Ascent of Sap in Plants*. London: Macmillan.
- Fisher, R.A., and T.C. Hsiao. 1968. Stomatal opening in isolated epidermal strips of *Vicia faba*. II. Responses to KCl concentration and role of potassium absorption. *Plant Physiol.* 43:1958-1968.
- Jensen, M.E. 1972. Programming irrigation for greater efficiency. In D. Hillel, ed., *Optimizing the Crop Yield*. New York: Academic Press.
- Lüttge, U., and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.
- Raschke, K. 1975. Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:309-340.
- Stocking, C.R. 1956. Guttation and bleeding. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 3:489. Berlin: Springer.
- Thut, H.F. 1928. Demonstration of the lifting power of evaporation. *Ohio J. Sci.* 28:292.
- Whyte, W.T. 1981. The land and water squeeze on our food. In J. Hayes, ed., *Yearbook of Agriculture*. Washington, D.C.: USDA.
- Willmer, C.M., and J.E. Pallas, Jr. 1973. A survey of stomatal movements and associated potassium fluxes in the plant kingdom. *Can. J. Bot.* 51:37-42.



اكتشاف ووجود وميسورية العناصر الأساسية

Detection, Occurrence, and Availability of Essential Elements



نباتات الخیار نامية تجارياً في مزرعة سائلة (هيدروبونيكية hydroponically) .

E.L. Bergman, The Pennsylvania State University.

مهداه من :



سوف نتناول بالمناقشة في الثلاث فصول التالية المبادئ الأساسية للتغذية المعدنية . ذلك الموضوع الذى أدركه المزارعون الأوائل منذ عرف الإنسان الزراعة ولكنهم لم يفهموه جيداً . فقد أدرك المزارع البدائي أن إضافة البقايا النباتية والحيوانية إلى التربة تزيد من محصول الحاصلات النباتية . وظل الحال هكذا حتى جاء العالم وودوارد (57) Woodward بملاحظاته في عام ١٦٩٩ التى دلت على أن النباتات يمكنها العيش والنمو الجيد في الماء الموحل (المختلط بالطين muddy water) عنها في ماء المطر الرائق مما حير الباحثون عندئذ . والسهولة التى مكنتنا من شرح هذه الظاهرة اليوم ما هى إلا نتيجة لتجميع تلك الأبحاث التى قام بها العلماء الرواد الأوائل .

لا بد من الاعتراف بفضل العالم دى سوسيه (15) de Sausure الذى مهد الطريق لمعرفة حاجة النبات إلى العناصر الموجودة في التربة ، حيث أوضح في عام ١٨٠٤ أن العناصر غير العضوية التى توجد في رماد النبات يتم حصوله عليها خلال مجموعته الجذرى ، كما أثبت أيضاً أن النتروجين والعناصر المعدنية التى يتحصل عليها النبات من التربة هى ضرورية لنموه وإثباته . وعلى الرغم من قوة الملاحظات التجريبية التى قدمها دى سوسيه إلا أن أهمية مساهمة رماد النبات الغير عضوى في عطاء النبات العام لم تكن معروفة جيداً حتى ظهر العالم الفذ ليبيج Liebig الذى قدم تقريره العلمى للمجمع البريطانى لتقدم العلوم British Association for the Advancement of Science في عام ١٨٤٠ الذى فتح الطريق أمام الإمداد بالمعلومات الخاصة بالتغذية المعدنية اليوم .

العناصر الموجودة في النباتات Elements Found in Plants

العناصر الضرورية Essential Elements

في عام ١٨٣٠ أجرى كل من ساكس ونوب Sachs and Knop سلسلة من المحاولات لتقدير المحتوى المعدنى للنباتات تجريبياً . وباستخدام المزارع السائلة ، (محاليل مائية مغذية تغرس فيها جذور النباتات) ، قد تمكنا من معرفة ضرورية العناصر العشر التالية للنبات : الكربون (C) ، الهيدروجين (H) ، الأوكسجين (O) ، النتروجين^(١) (N) ، الفسفور (P) ، البوتاسيوم (K) ، الكالسيوم (Ca) ، الكبريت (S) ، المغنسيوم (Mg) ، الحديد (Fe) . وقد عُرِفَت تلك العناصر العشرة بصفة عامة بأنها كل العناصر المحتاج إليها النبات لنموه وإثباته الجيدة . إلا أننا اليوم نعرف أن كميات

(١) يعرف أيضاً باسم الآزوت Azote .

دقيقة من عناصر خمسة أخرى على الأقل ضرورة لمعظم النباتات ، وعناصر عديدة أخرى لازمة بصفة خاصة لنباتات معينة . تلك الطريقة التي أجراها كل من ساكس ونوب لنمو النبات في محاليل مغذية مائية تستخدم اليوم على النطاق التجريبي وأيضاً على مستوى الإنتاج التجارى وهى تعرف بالمزارع المائية hydroponic culture .

العناصر الصغرى^(١) Trace Elements

لما كانت طرق التحليل الكيميائى فى عهد ساكس ونوب غير دقيقة بالمقارنة بالطرق الأكثر دقة المستخدمة اليوم ، لذلك فإن هناك كميات دقيقة من عناصر معينة فى النبات تسمى بالعناصر الصغرى لم يتمكنوا من إدراكها أو تقديرها هذان العالمان فى عهدهما . كما أن وجود شوائب تلك العناصر فى الماء^(٢) المستخدم فى تلك المزارع المائية والتي لم يتمكنوا من تداركها ، لذلك فإن العناصر التي يحتاجها النبات بكميات دقيقة والتي توجد كشوائب فى الماء المستخدم يمكن أن تمد النبات بحاجته من هذه العناصر . لذلك فقد ظلت تلك العناصر ذات الوظيفة الأساسية مجهولة لفترة طويلة . وفى أوائل القرن العشرين وباستحداث طرق التحليل الدقيق وباستخدام الماء ذى النقاوة العالية^(٣) ، فإن حاجة النبات لبعض تلك العناصر الدقيقة بدأت فى الظهور . أول من أوضح حاجة النبات للمنجنيز اللازم لنموه الطبيعي هو برتراند (8) Bertrand وحتى عام ١٩٣٩ قد أدركت حاجة مختلف النباتات لكل من : المنجنيز (Mn) والزنك^(٤) (Zn) ، والبورون (B) والنحاس (Cu) ، والمولبدنيوم (Mo) لذلك فإن قائمة العناصر اللازمة للنمو الطبيعي وإثباتية معظم النباتات هى Fe, Mg, S Ca, K, P N, O, H, C, والعناصر النادرة . Mo, Cu, B, Zn, MN

بالإضافة إلى تلك العناصر التي سبق ذكرها فإن هناك عناصر أخرى أساسية للنمو

(١) تعرف أيضاً باسم العناصر الدقيقة micro-elements - وهى لا تعنى إلا أن النبات يحتاجها بكميات قليلة نسبياً بالنسبة للعناصر العشرة الأخرى إلا أن أهميتها للنبات عظيمة للغاية ولا تقل أهمية عن أى من العناصر العشرة الأخرى .

(٢) كما توجد فى الأملاح الكيميائية المستخدمة فى المزارع المائية العديد من شوائب العناصر النادرة - كما أن استخدام الأواني غير الزجاجية أيضاً يمكن أن تضيف العديد من شوائب العناصر النادرة إلى المزارع المائية مما يساعد فى تأخر اكتشاف أهمية تلك العناصر للنبات .

(٣) بالطبع أيضاً استخدام أواني زجاجية عالية من الشوائب وأملاح كيميائية عالية النقاوة .

(٤) يعرف أيضاً بالباراسين .

الطبيعى لبعض النباتات المعينة (ولا لمعظم النباتات) وهى الصوديوم (Na) ، والألمنيوم (Al) والسيليكون (Si) والكلورين (Cl) والجاليوم (Ga) والكوبلت (Co) .

طرق الكشف والتأثيرات الفسيولوجية

Methods of Detection and Physiological Effects

تحليل الرماد Ash Analysis

للكشف عن بعض العناصر المعدنية النباتية ، يمكننا أن نضع النبات تحت ظروف الحرارة العالية (حوالى ٦٠٠ °م) ثم تحليل محتوى الرماد . لا يوجد فى الرماد سوى العناصر المعدنية حيث تتحلل جميع المركبات العضوية التى تخرج على الصورة الغازية ، حيث تخرج العناصر الأولية (الكربون ، والأيدروجين والأوكسجين) على صورة ك ٢ ، وبخار ماء وأوكسجين ، وبالإضافة إلى عدم تواجد تلك العناصر المكونة أساساً للمادة العضوية ، لا يمكننا أيضاً الكشف عن النتروجين بهذه الطريقة حيث يتصاعد بعضه على صورتى الأمونيا وغاز النتروجين . إلا أنه توجد فى رماد النبات جميع العناصر المعدنية الأخرى التى تتمص من التربة . يوضح جدول ٥ - ١ مثلاً لتحليل المحتوى المعدنى لرماد الذرة (Zea mays) .

وبالرغم من أننا نعتقد أن تحليل رماد النبات كطريقة مناسبة لتقدير الكميات النسبية للعناصر المعدنية فى النبات ، إلا أنه يوجد تباين لإعطاء نتائج يمكن الوثوق فيها أو يمكن أن يعول عليها بهذه الطريقة . على سبيل المثال فإن الحرارة العالية ربما تسبب تبخر vaporization أو تسامى^(١) Sublimation لبعض العناصر . لا توجد العناصر الموجودة فى رماد النبات بصفة عامة بحالة نقية بل توجد على الحالة المؤكسدة . يتوقف التحليل الوصفى qualitative والتحليل الكمي quantitative للعناصر المختلفة فى الرماد على المعاملات الكيميائية المختلفة . احتمالات تراكمية النتائج غير الدقيقة التى تتجمع من تلك المعاملات تكون غاية فى الضخامة بمكان بحيث تسمح للأخطاء الجسيمة فى بيانات التحليل الكمي لمعظم العناصر التى يتحصل عليها من تحليل رماد أنسجة النبات . لا بد أن نؤكد فى النهاية أنه بالرغم من أن تحليل الرماد يمدنا بالمعلومات الخاصة بالكميات النسبية للعناصر الموجودة أو التى تتمص (مثال ذلك الألمنيوم ، والسيليكون) بواسطة

(١) التسامى يعنى تحول المادة الصلبة إلى مادة غازية دون المرور على الحالة السائلة .

النبات إلا أنه لا توجد طرق دقيقة ومرضية لتقدير استفادية واستهلاك هذه العناصر بواسطة النبات .

جدول ٥ - ١ : تحليل رماد نباتات الذرة صنف برايد سالين نامية في مناهن - كنساس .

Source: From Plant Physiology by E.C. Miller. Copyright 1938, McGraw-Hill Book Company. Used with permission of McGraw-Hill Book Company

العنصر	الوزن الجاف	
	الوزن (جم)	الكل %
الصوديوم	12.2	1.459
الفوسفور	1.7	0.203
البوتاسيوم	7.7	0.921
الكالسيوم	1.9	0.227
المغنسيوم	1.5	0.179
الكبريت	1.4	0.167
الحديد	0.7	0.083
السيليكون	9.8	1.172
الألمنيوم	0.9	0.107
الكلورين	1.2	0.143
النحاس	0.3	0.035
عناصر غير مدفردة	7.8	0.933

مزرعة المحاليل Solution Culture

لم يستغرق العلماء وقتاً طويلاً في عدم جدوى وفاعلية استعمال التربة كوسط للنمو في الدراسات الجادة لمدى احتياج النبات للعناصر المعدنية المغذية ، فمن المستحيل تحت أى ظرف من الظروف أن تجعل التربة خالية تماماً من العناصر المعدنية التى يستخدمها النبات ، ثم من المستحيل أن نتحكم بعد ذلك في كمية المغذيات المعدنية الميسورة للجنور المغموسة في التربة . وعلى النقيض من ذلك فإن مزارع المحاليل هى الوسيلة الممتازة للتحكم في كمية وتناسب الأملاح المعدنية التى تعطى للنبات تحت الظروف التجريبية . وهناك سببان آخران لاستخدام مزارع المحاليل في دراسات التغذية المعدنية هما الصفات الإذائية الممتازة للماء والسهولة النسبية لتخليص الماء من معظم المؤثرات الملوثة .

وباستخدام الماء كوسط ، فإنه يمكننا إجراء دراسات كمية جيدة عن الاحتياجات الغذائية للنباتات . إلا أن الحصول على نتائج طبية يعتمد على الاحتياجات الواجب

مراعاتها بشيء من التفصيل . حيث أن النمو المُرضى يمكن الحصول عليه باستخدام كميات ضئيلة من العناصر النادرة فإن مشاكل التلوث دائماً قائمة . بعض مصادر التلوث هي الوسط الجنزى ، والكيمائيات المستخدمة ، والأوعية المستخدمة ، والماء ، والأدوات المستخدمة المختلفة ، والبنور^(١) ، والغبار في الجو المحيط^(٢) . وبالتأكيد لا يمكننا منع هذه المؤثرات الملوثة بالكامل ، ولكننا نستطيع أن نجعلها تحت أقل مستوى ممكن .

وقد دلت الدراسات العديدة على أن أفضل الأوعية لمزارع المحاليل هي المصنوعة من زجاج البوروسليكات^(٣) borosilicate أو البولى إيثيلين المتعادل neutral polyethylene (20) . وعلى الرغم من ذلك ربما نتوقع باستخدام تلك المواد بعض الملوثات ، مثل وجود البورون في زجاج البوروسليكات وربما المولبدنيوم والكوبلت في البولى إيثيلين . الماء المقطر في أجهزة تقطير معدنية عادة ما يكون مطوياً بكميات ضئيلة من النحاس والزنك والمولبدنيوم . وإعادة تقطير الماء المقطر في أجهزة تقطير مصنوعة بالكامل من زجاج البوروسليكات ضرورى لإزالة تلك المعادن (40, 52) . طريقة أخرى مُرضية لإزالة شوائب العناصر النادرة من الماء ، هي إمراره على راتنجات resins^(٤) تبادل الكتيونات والأنيونات (21) .

في دراسات تغذية النبات المبكرة كانت الأملاح الكيميائية المغذية المستخدمة تمثل مصدراً كبيراً للتلوث بالعناصر الدقيقة مما ساعد على تأخر اكتشاف ضرورتها للنبات . تلك المواد قد نقيت بطرق مختلفة قبل اكتشاف أهمية العناصر الدقيقة واكتشاف أعراض نقصها ، أى أن الحصول على أملاح مغذية عالية النقاوة قد مهد الطريق لاكتشاف ضرورة تلك العناصر الدقيقة للنبات وأسهم في دراستها . واليوم فإن تلك الكيمائيات المغذية تحضر بطريقة غاية في النقاوة بدرجة كافية لمعظم الدراسات ، وبالرغم من ذلك تلك الأملاح تحتوي على كميات دقيقة من الملوثات .

يتبين لنا من هذه المناقشة أن معظم الصعوبات التي تقابلنا في دراسة التغذية المعدنية

(١) يوصى اندوسيرم ولفقات البذور على كميات لا بأس بها من المغذيات الصغرى

(٢) بالطبع يوصى الغبار في الجو المحيط على كميات من العناصر المتعددة .

(٣) نوع من الزجاج المتعادل وقد يعرف أحياناً باسم الزجاج البركس pyrex وهو مكون من السلكات والبورون .

(٤) مواد ذات أسطح نشطة تدمص الأيونات والكتيونات والماء المتحصل عليه بهذه الطريقة يعرف بالماء الخالى من الأيونات De ionized water .

ترتبط بالتلوث بالعناصر الصغرى . ودراسة النقص المتسبب عن معظم المغذيات يمكن إجراؤه بسبب حاجة النبات إلى كميات كبيرة نسبياً منها للنمو الطبيعي . ففى مثل هذه الدراسات فإن كميات ضئيلة من التلوث لا تمثل مشكلة خطيرة .

والخطوة التالية هى تجهيز محاليل مركزة من الأملاح غير العضوية تحتوى على العناصر اللازمة للنمو الطبيعي للنبات . وبمجرد تحضير تلك المحاليل وتجهيز الأواني المناسبة وملئها بالماء الخالى من الأيونات (deionized water)، فإن المحاليل المغذية يمكن تجهيزها بالإضافة ببساطة بالنسب الصحيحة من محلول العناصر الضرورية المركز الذى سبق تحضيره . جدول ٥ - ٢ يوضح مركبات مرضية للمحاليل المغذية .

يمكن تحضير محلول كامل التغذية ما عدا عنصر واحد يراد دراسة تأثير نقصه على نمو النبات وأعراض نقص هذا العنصر على النبات ودراسته . وكما هو موضح فى شكل ٥ - ١ فإن جذور النباتات تغرس فى المحلول المغذى وتبرغ الساق من خلال فتحة فى غطاء الوعاء . ولإعطاء نظام دعامى فإن الساق فى العادة تثبت فى هذه الفتحة بمواد هشة مثل القطن . ولا بد من تغطية الأوعية لكى تمنع بقدر الإمكان تساقط التلوث الناشئ عن غبار الجو . ولكى ينمو الجذر جيداً ويمتص الأملاح المغذية فلا بد من عمل التهوية فى المحلول^(١)

مزارع البيئات الصلبة Solid Medium Cultures

بالرغم من سهولة التعامل مع البيئة الصلبة مثل الرمل وكسر (جرش) الكوارتز أو الحصى عن التعامل مع البيئة السائلة ، إلا أن مشكلات التنقية فى البيئات الصلبة تعتبر من الصعوبة بمكان فى البيئات الصلبة عنها فى البيئات السائلة (شكل ٥ - ٢) . إلا أنه اليوم يمكننا الحصول على درجة عالية من النقاوة من رمل السيليكا وكسر الكوارتز والتى لا تحتوى إلا على نسبة منخفضة جداً من العناصر النادرة . تلك البيئات الصلبة تمثل وسطاً طبيعياً لنمو الجذور ، ولا تحتاج إلى دعومات كما هو الحال فى البيئات السائلة (أنظر شكل ٥ - ٢ ج على سبيل المثال) . يضاف المحلول المغذى للمزرعة الصلبة بثلاث طرق : إما الصب فوق السطح (مزرعة مائلة slop culture) ، أو بالتنقيط على السطح (مزرعة التنقيط - drip culture) ، أو برفع المحلول من قاع الإناء (أى رى تحت القاع subirrigation) . وفى تلك النظم الثلاثة ، فإن المحاليل المغذية التى تضاف تصرف

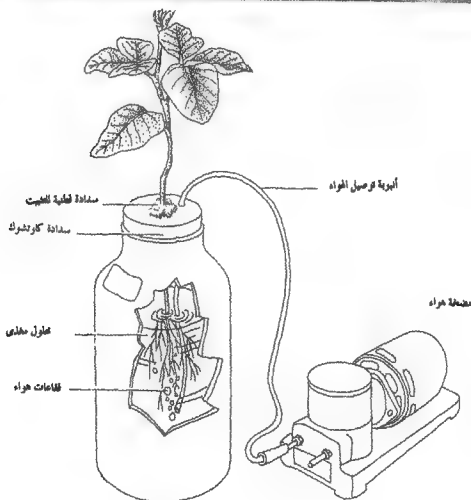
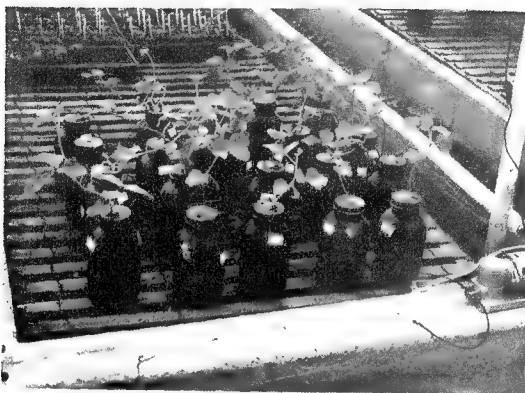
(١) يمكن إجراء ذلك بضخ فقاعات من الهواء داخل المحاليل المغذية أثناء الدراسة أو ضخ أكسجين من أنابيب مخصصة .

جدول ٥ - ٢ : تركيب محلولين مغليين .

Source: Part (1) from D.I. arnon and D.R. Hongland. 1940 Soil Sci. 50:4. © 1940 The Williams Wilkins Co., Baltimore. Part (2) from E.J. Hewitt. 1963. In F.C. Steward, ed., Plant Physiology. Academic Press, New York.

المغلي (١)	جم/لتر	المغلي	ملغرام/لتر
KNO ₃	1.02	H ₃ BO ₃	2.86
Ca(NO ₃) ₂	0.492	MnCl ₂ · 4H ₂ O	1.81
NH ₄ H ₂ PO ₄	0.23	CuSO ₄ · 5H ₂ O	0.08
MgSO ₄ · 7H ₂ O	0.49	ZnSO ₄ · 7H ₂ O	0.22
		H ₂ MoO ₄ · H ₂ O	0.09
		FeSO ₄ · 7H ₂ O 0.5%	0.6 ml/liter (3 × weekly)
		Tartaric acid 0.4%	
المغلي (٢)	جم/لتر	جزء ل اللتر	ملغرام/لتر
KNO ₃	0.505	K, 195; N, 70	5.0
Ca(NO ₃) ₂	0.820	Ca, 200; N, 140	5.0
NaH ₂ PO ₄ · 2H ₂ O	0.208	P, 41	1.33
MgSO ₄ · 7H ₂ O	0.369	Mg, 24	3.0
Ferric citrate	0.0245	Fe, 5.6	0.1
MnSO ₄	0.002230	Mn, 0.550	0.01
CuSO ₄ · 5H ₂ O	0.000240	Cu, 0.064	0.001
ZnSO ₄ · 7H ₂ O	0.000296	Zn, 0.065	0.001
H ₃ BO ₃	0.001860	B, 0.370	0.033
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ · 4H ₂ O	0.000035	Mo, 0.019	0.0002
CoSO ₄ · 7H ₂ O	0.000028	Co, 0.006	0.0001
NaCl	0.005850	Cl, 3.550	0.1

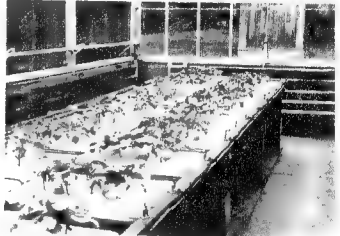
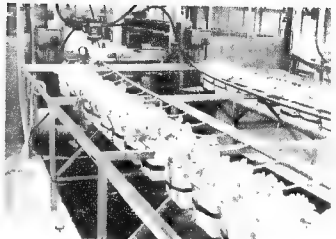
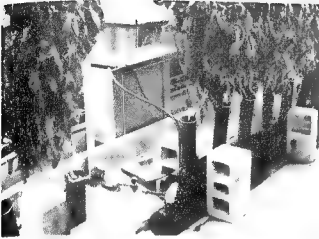
خارجة خلال فتحة في قاع الوعاء.. وفي طريقة الري تحت التربة فإن المحلول يجمع في خزان ويستخدم مرات أخرى بتكرار . والمضخة المستخدمة في تلك الطريقة يمكن توصيلها بنظام توقيتى بحيث تعطى نظام ري دورى للرمل أو الكوارتز أو الحصى . وطريقة المزرعة المائلة هي أسهل الطرق الثلاثة استخداماً إلا أنها أقل الطرق تحكماً . ومزرعة التنقيط تجعل كمية المحلول المضاف مساوية لكمية المحلول المنصرف . هذا النظام يسمح باستمرارية الإمداد بالمحلول المغذى ويتحكم جزئياً في كميته التى تصل إلى الجذور . وطريقة الري تحت القاع تعمل أوتوماتيكياً وتتحكم جزئياً في كمية المحلول التى تصل إلى جنور النبات ، كما أن هذه الطريقة مرغوب فيها أكثر من أى طريقة أخرى ، إلا أنها أكثرها تكلفة وأصعبها في بداية التنفيذ .



شكل ٥ - ١ : نباتات طماطم (*Lycopersicon esculentum*) نامية في أوعية مزرعة مائية . الرسم

E.L. Bergman, The Pennsylvania State University.

يوضح طريقة التهوية .
مهداه من :



شكل ٥ - ٢ : الطرق المستخدمة في إنتاج نباتات الصوب باستخدام مزارع التغذية (أ) طريقة الأنابيب ذات تيار المخلول المنساب "pipe Stream" : نباتات الطماطم تنمو خلالها رأسياً ، تمتد الجذور في قنوات أفقية حيث يمر عليها تيار منساب من المخلول المغذى . (ب) نباتات الخس *Lettuce* نامية في مزرعة مائية في أوعية كبيرة محتوية على بيئة مغذية مع التهوية المناسبة .
(ج) الخبيزة الأفرونجي (الجيراينوم) *Geranium* نامية في مزرعة حصى حيث تمد بالمخلول المغذى على فترات دورية متعاقبة .

(د) نباتات الفاصوليا مبيتة في صفائح من رغوى الاستيرو *styrofoam* وتصلخل الجذور في البيئة المغذية .

Photo (a) Courtesy of W. Troxell, Master's thesis, The Pennsylvania State University; Photos (b), (c), and (d) courtesy of E.L. Bergman, The Pennsylvania State University.

(١) صفائح رغوى الأستير - هي تلك الصفائح التي تستخدم في تثبيت الأجهزة المختلفة خاصة الألكترونية في صناديقها خلال نقلها وذلك نظراً لأنها تتحمل الصدمات وخفة وزنها وسهولة تنقيتها ورخص ثمنها .

تواجد العناصر Occurrence of Elements

بسبب الأهمية والسيادة النسبيتين لكل من عناصر الكربون ، والهيدروجين والأوكسجين والنيتروجين فلن نتناولها في هذا الفصل ولكن سوف نلقى عليها ضوءاً أكثر في فصول منفصلة تالية .

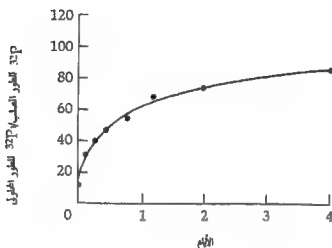
الفسفور Phosphorus

يوجد الفسفور في التربة بصفة عامة على صورتين هما الفسفور العضوى والفسفور غير العضوى . وربما يوجد الفسفور في الصورة العضوية في الأحماض النووية ، والفسفوليبيدات، وفسفات الإينوزيتول ، تلك المركبات الشائعة في الجزء العضوى من التربة . وطبقاً للمعلومات المتاحة اليوم فإن النباتات لا تمتص الفسفور العضوى سواء من الطور الصلب أو المحلولى من التربة . لذلك فإن الفسفور العضوى يمثل الصورة غير المستعملة من العنصر بواسطة النبات . إلا أن المركبات العضوية تتحلل وينفرد منها الفسفور على صورة غير عضوية والتي يحصل عليها النبات .

وكما وجد ويكلندر (53) Wiklander أن معظم الفسفور في محلول التربة يوجد على الصورة غير العضوية أساساً على صورة أيونات الفسفات H_2PO_4^- . HPO_4^{2-} ويعتمد وجود أى من هذه الأيونات على pH محلول التربة فيسود وجود أيون H_2PO_4^- عندما ينخفض الـ pH والعكس صحيح فيسود أيون HPO_4^{2-} عندما يرتفع الـ pH . تدمص (adsorped) أيونات الفسفات بقوة على طور التربة الصلب ، مسبباً انخفاض تركيز الفسفات في محلول التربة . وباستخدام الفسفور النشط إشعاعياً تبين أن هناك تفاعل يتبادل يحدث بين أيونات الفسفات الحرة الغير عضوية في محلول التربة وبين أيونات الفسفات المدمصة على الطور الصلب . (32, 36, 37) .

يبين شكل ٥ - ٣ الدراسة التي قام بها مك أوليف McAuliffe وزملاؤه (32) . حيث تركت عينة من التربة في الماء لمدة أربعة أيام لتسمح للفسفات الموجود في الطور الصلب والموجود في الطور السائل أن يصل إلى حالة الاتزان ، ثم أضيفت إلى النظام كمية صغير من (^{32}P) المشع على صورة محلول فسفات غير عضوية . وكما هو موضح في شكل ٥ - ٣ فإن معظم ^{32}P يدمص بسرعة إلى الطور الصلب ، والذي منه يمكن أن نستنتج أن التوازن قد حدث بين الفسفور الموجود في كل من الطور الصلب والطور السائل للتربة وهذا يدل على أن معظم الفسفور يدمص على الطور الصلب .

وأهم العوامل المتحكم في ميسورية الفسفور هي: pH محلول التربة ، والألمنيوم الذائب ، والحديد الذائب ، والكلسيوم الميسور ، والتبادل الأيوني ، ووجود الكائنات الدقيقة .



شكل ٣ - ٣ : نسبة ³²P للطور الصلب إلى ³²P للطور المحلول رسمت بالنسبة للوقت الذي أعقب إضافة كمية قليلة جداً من ³²P حل صورة أرثوفسفات غير عضوية إلى معلق من تربة الكاريبو Caribou soil .

Adapted from Soil Science Society of American Journal, volume 12, 1948, pages 119-123 by permission of the Soil Science Society of America.

درجة pH محلول التربة pH of soil solution

توجد ثلاث صور مختلفة لأيون الفسفات تمر بمدى pH محلول التربة . فتحت ظروف الحموضة العالية يسود الفسفات الأحادي التكافؤ $(H_2PO_4^-)$ ويوجد الفسفات الثنائي التكافؤ (HPO_4^{2-}) تحت ظروف المدى المتوسط للـ pH أما الصورة ثلاثية التكافؤ (PO_4^{3-}) تظهر تحت الظروف القلوية . وقد يظهر صورتان من تلك الصور التكافئية الأيونية في المستويات الوسطية بين المتعادلة والحمضية أو القاعدية حسب مستوى pH محلول التربة ، وعلى ذلك يمكن أن نجد عند pH ٦ كلا من الأيونات الأحادية التكافؤ والثنائية التكافؤ في محلول التربة . وعلى الرغم من أن النبات يمتص الفسفور على الصورة الأيونية ، إلا أن الفسفات يدمص adsorbed بسرعة عالية جداً ، لذلك يُحد من إمداد أيونات الفسفات للنبات .

الألومنيوم والحديد الذائبان : Dissolved Aluminum and Iron

تحت ظروف الحموضة الشديدة فإن الكميات الوفيرة من كل من الألومنيوم والحديد الذائبين ترسب الفسفات على صورتى حديد فسفات وألنيوم فسفات ، وهما صورتان غير ميسورتين للنبات . فالملاحظات القوية للتفاعلات الترسيبية المصاحبة لكل من الألنيوم والحديد قد وجدت (14,23) .

الكالسيوم المتيسر : Available Calcium

ربما يتفاعل الكالسيوم مع الصور الثلاث لأيونات الفسفات لإعطاء أملاح : فسفات أحادى الكالسيوم $(Ca(H_2PO_4)_2)$ وفسفات ثنائى الكالسيوم (Ca_2HPO_4) وفسفات ثلاثى الكالسيوم $(Ca_3(PO_4)_2)$ وبسبب قابلية فسفات أحادية الكالسيوم للذوبان فى الماء لذلك فإن هذا الملح يمد النبات باحتياجاته من الفسفور . أما الفسفات ثنائية الكالسيوم فإنها شحيحة الذوبان فى الماء إلا أنها تنفرد لإطلاق الفسفور للنبات . إلا أن الفسفات ثلاثية الكالسيوم التى تتكون تحت ظروف التربة القلوية ترسب الفسفات غالباً إلى الصورة غير الذائبة وبالتالي تجعل الفسفور غير متيسر للنبات . يعمل المغنسيوم بنفس طريقة الكالسيوم ، حيث يكون أحادى وثنائى وثلاثى مغنسيوم فسفات .

وجود كميات زائدة من الكالست (كربونات الكالسيوم $(CaCO_3)$) ، فى التربة القلوية الجافة فى بعض الولايات الغربية^(١) (بالولايات المتحدة الأمريكية) تخلق مشكلات خطيرة فى التغذية الفسفورية . ويضاف الفسفور فى العادة للتربة الفقيرة فيه على صورة سوپر فسفات Superphosphate ، ويحتوى السوبر فسفات على الفسفات الميسرة مثل $Ca(H_2PO_4)_2$ والذى يتفاعل مع $CaCO_3$ لتكوين $Ca_3(PO_4)_2$ الغير ذائب . لذلك فإضافة الفسفور بهذه الطريقة للتربة القلوية المحتوية على $CaCO_3$ لا يجعل الفسفور متيسراً على الإطلاق للنبات .

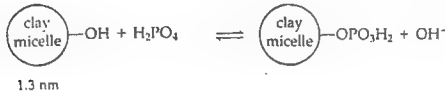
وأهمية الـ pH إلى ميسورية الفسفور قد شرحت من قبل . ففى التربة الحامضية يُحد من ميسورية الفسفات بوجود الألنيوم والحديد ، أما فى التربة القاعدية فإن تلك

(١) تسمى هذه التربة بالتربة الكلسية أو الجيرية أو الطباشيرية Calcareous Soil أو Calcarious Soil وهى توجد فى أماكن كثيرة من العالم المرنى على الأخص بالقرب من سواحل البحار - فهى منتشرة على سواحل البحر الأبيض فى كل من مصر وليبيا وتونس والجزائر والمغرب - وفى أماكن متفرقة فى الدول العربية الأسيوية .

الميسورية تُعرقل بتكوين أملاح فسفات الكالسيوم غير الذائبة . وعلى ضوء ذلك فإن الحصول على نتائج طيبة في التغذية الفسفورية فإن ظروف pH التربة بين ٦ إلى ٧ ضرورية .

التبادل الأنيوني Anion exchange :

يحدث التبادل الأنيوني بين ميسيليات معادن الطين في التربة وبين أيون الفسفات وهو تفاعل مماثل إلى حد ما مع ذلك الذي يصاحب أيديروكسيدات كلا من الحديد والألومنيوم . بفرض أن أنيون (H_2PO_4) يحل محل أنيون الأيديروكسيل على سطح ميسيليان الطين تحت الظروف الحامضية المعتدلة .



وإضافة أيون الأيديروكسيل للتربة كما يحدث في عملية إضافة الجير فإن التفاعل يتحول إلى اليسار مطلقاً أنيون الفسفات ورافعاً لدرجة الـ pH ، وبالتالي أيضاً مطلقاً الفسفات من معقدى الألومنيوم والحديد ، ومع ذلك فإن إضافة الجير الزائد الذي يسبب ارتفاع الـ pH لدرجة أعلى من ٧ يمكن أن يعيد ربط (مسك) الفسفات في صورة فسفات الكالسيوم الغير ذائبة .

الكائنات الدقيقة Microorganisms :

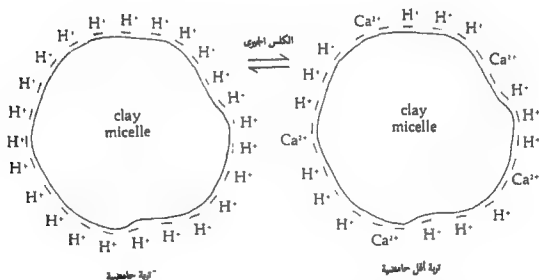
في التربة ذات المحتوى العالى من المادة العضوية يوجد عادة أفراد كبيرة جداً من الكائنات الدقيقة . تثبت نسبة ملموسة من الفسفات الغير عضوى «تثبيتاً حيوياً» "biologically fixed" تحت هذه الظروف . والفسفور المثبت مؤقتاً في التركيب العضوى في أجسام هذه الكائنات الحية الدقيقة يرجع طبيعياً إلى التربة في صورة مرتبطة . وبعد «المعدنة»^(١) "mineralization" أو التحول إلى الصورة العنصرية الحرة فإنه يمكن أن يستغله النبات مرة أخرى .

(١) أى التحول من الصورة العضوية إلى الصورة المعدنية .

الكالسيوم Calcium

الكالسيوم هو الكتيون التبادلي الرئيسي للتربة الخصبة (31) . إلا أن النسبة العظمى منه توجد في التربة في صورة غير تبادلية ومربوطة كيميائياً في المعادن الأولية مثل الأنورثيت $(CaAl_2 \cdot Si_2O_8)$ anorthite وخلال عملية التعرية weathering يمكن لهذا الكالسيوم أن يتحول إلى الكالسيوم الميسر للنبات . يوجد الكلسيت (Calcite - كربونات الكالسيوم $CaCO_3$) في المناطق الجافة aride ونصف الجافة semiarid ، كما توجد أملاح فسفات الكالسيوم غير الذائبة في الأراضي القلوية . بعض هذا الكالسيوم يكون ميسوراً للنبات ويتوقف ذلك على ذوبانية الملح ودرجة القلوية .

معظم الكالسيوم القابل للتبادل في التربة يدمص على أسطح ميسيليات الطين : تلك الميسيليات يعتقد بصفة عامة أنها أجسام قرصية الشكل disk-shaped ^(١) لها سطح مغلف surface- enveloping layer سالب الشحنات . هذه « للرُقِيقَة » ^(٢) "micelle" ككل يمكن أن يقال عنها أنها سالبة الشحنة . هذه الشحنات السالبة للرقيقة تجذب بقوة الكتيونات مثل H^+ ، Ca^{2+} وهذه الكتيونات تدمص بسرعة على سطح الرقيقة (أنظر شكل ٥ - ٤) .



شكل ٥ - ٤ : تأثير التكلس (التجير Liming) على رقائق الطين في التربة الحامضية . التبادل الكتيوني يأخذ طريقه عن طريق ادمصاص بعض Ca^{2+} على سطح الرقيقة (الميسيلية) .

(١) Disk أو disk.

(٢) المجموع رقائق micelles

والتفاعل الميّن في شكل ٥ - ٤ تفاعل عكسي - أى عندما يرتفع تركيز أيون الهيدروجين فإن أيونات الكالسيوم تنطلق وتحل محلها أيونات الهيدروجين . هذه الظاهرة تعرف بالتبادل الكتيوني .

الكتيونات الأخرى مثل Mg^{2+}, Na^{+}, K^{+} يمكن أن تدمص أيضا على سطح رقائق الطين . إلا أن الكالسيوم يبدو أنه أنشطهم في هذا الخصوص .

قد ناقشنا من قبل بعض الصفات غير المرغوب فيها للتربة الحامضية ^(١) ، خاصة ما ذكرناه عن نشاط كل من مركبات الألومنيوم . والحديد الذائنين التي تربط أيونات الفسفات الحرة . ما الذي يجدر بنا عمله لعلاج الظروف غير المرغوبة للتربة الحامضية ؟

إحدى الأسباب، الرئيسية للظروف الحامضية هي الافتقار إلى الكتيونات القابلة للتبادل وسيادة أيونات الهيدروجين المتبادلة . وإضافة الكتيونات مثل الكالسيوم والمغنسيوم قد تزيل حالة الحموضة وفي نفس الوقت تمد التربة بالعناصر الأساسية لذلك فالطريقة المثلى المؤثرة والاقتصادية في ضبط درجة pH التربة هي إضافة الجير ^(٢) للتربة . و « الجير » "Lime" كيميائياً هو « أكسيد الكالسيوم » "Calcium oxide" (CaO) ، وفي نظر المزارع هو أى مركب يحتوى على الكالسيوم أو المغنسيوم القابل للتغلب على إزالة التأثير الضار للتربة الحامضية (35) .

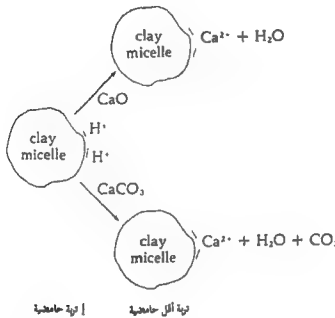
في التربة الحامضية لدينا رقائق « مسيليات » الطين يسود فيها أيونات الهيدروجين المتبادل والمدمص على أسطحها . وبإضافة المركبات الكلسية مثل كربونات الكالسيوم $CaCO_3$ أو أكسيد الكالسيوم (CaO) فإن كثيراً من أيونات الهيدروجين تحل محلها أيونات الكالسيوم . بالإضافة فأيونات الهيدروجين المنطلقة ترتبط لتكوين الماء . والنتيجة النهائية هو رفع درجة الـ pH وزيادة في إمداد أيونات الكالسيوم المتبادلة (أنظر شكل ٥ - ٥) .

وللتكليس (إضافة الجير liming) بعض الضرر كما له بعض النفع . فيحتمل أن تسبب زيادة الكالسيوم في التربة إلى رفع pH التربة عن ٧ . في التربة الرملية على سبيل

(١) هذا النوع من التربة « الحامضية » يوجد في المناطق الباردة المعتدلة ذات الغطاء النباتي الكثيف والتي تلفظ إلى القلويات الأرضية واعتقد أنها نادرة الوجود في العالم العربي وهي غير موجودة على الإطلاق في مصر وهي غير صالحة للزراعة إلا بعد استصلاحها .

(٢) الجير أو الكلس .

المثال حيث تغيب المادة العضوية الحامية بالتنظيم protective buffering فإن الضرر قد يظهر من التكلس الزائد ، حيث يميل كل من الكالسيوم والفسفات لتكوين أملاح فسفات الكالسيوم غير الذائبة تحت ظروف التربة القلوية ، وبالتالي يجعل كلاً من الكالسيوم والفسفات غير متيسرة للنبات . بالإضافة إلى ذلك عند رفع درجة pH التربة لأكثر من ٧ فإن كلاً من المنجنيز والحديد والزنك والنحاس بالتأكيد أقل يسرية للنبات (29, 30) ويسرية البورون ربما تقل أيضاً « بالتكليس الزائد »



شكل ٥ - ٥ : حدوث التبادل الكتيوي بين الكالسيوم وأيونات الهيدروجين الناتج من إضافة المركبات الكلسية إلى التربة الحامضية

المغنسيوم Magnesium

يوجد المغنسيوم في التربة على صور ثلاث : ذائب في الماء ، ومتبادل ومثبت ، كما يوجد في المعادن الأولية (10) . وهو كتيون متبادل مثل الكالسيوم إلا أن المغنسيوم أقل سيادة في التربة عن الكالسيوم . كما أن نسبة أقل منه تدمص على سطح ميسيليات الطين ومن ثم فهو أقل صلاحية للامتصاص بواسطة النبات عن طريق التبادل الكاتيوني . ويوجد الجزء الأكبر من مغنسيوم التربة في سلكات المغنسيوم ، تلك الصورة غير المتيسرة للنباتات حتى تسبب عوامل التعرية انطلاق المغنسيوم على الصورة الذائبة أو الميسرة للنبات (7) . درس كل من لونجستاف وجراهام (27) Longstaff and Graham

ميسورية المغنسيوم المثبت من بعض المعادن ، وجلول ٥ - ٣ يوضح هذه البيانات .
المغنسيوم المثبت في المعادن مثل المجنسيت magnesite (كربونات المغنسيوم (MgCO_3)) ،
والأوليفين olivine $(\text{MgFe}_2\text{SiO}_4)$ والدولوميت dolomite $(\text{MgCO}_3 \cdot \text{CaCO}_3)$ ميسر للنباتات
بكميات مرضية للنمو . في الحقيقة فإن الدولوميت ومنتجاته هو أكثر مصادر الأسمدة
المغنيسومية شيوعاً وإقتصاداً (17) .

تتركز مناطق نقص المغنسيوم^(١٨) في الولايات المتحدة في الأرض الرملية للساحل
الشرقي حيث يلزم إضافة المغنسيوم لأراضيها الزراعية دورياً في صورة دولوميت . التربة
التي تنشأ عن الحجر الرمل Sand- Stones ، والجرانيت Granites والرمال الساحلية
Coastal Sands هي فقيرة نسبياً في المغنسيوم ، والأراضي المتكونة عن الصخور القاعدية
والصخور الجيرية الدولوموتية هي أراضي ذات سيادة في المغنسيوم (7) .

جدول ٥ - ٣ : امتصاص نباتات فول الصويا للمغنسيوم من بعض معادن التربة .

Source: From W.H. Longstaff and E.R. Graham. 1951. Release of mineral magnesium and its effect on growth and composition of soybeans. Soil Sci. 71:167 © 1951, The Williams & Wilkins Co., Baltimore.

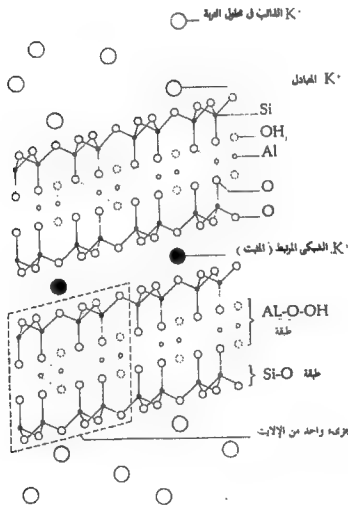
حالة النبات	امتصاص المغنسيوم (ملغرام /صغير)	Mg ل أسجة النبات %	المعدن
Mg deficiency	16.0	0.16	المقارنة control
Mg deficiency	17.5	0.15	هولبلند hornblende
Mg deficiency	21.2	0.19	التلك taic
normal	41.8	0.20	ماجسريت magnesite
normal	47.1	0.24	أوليفين olivine
normal	51.8	0.29	دولوميت dolomite

البوتاسيوم Potassium

يوجد البوتاسيوم في التربة في صورة غير متبادلة أي مثبتة وفي صورة متبادلة وفي
صورة ذائبة ، وبالرغم من وجود كميات كبيرة نسبياً من هذا العنصر في التربة ، إلا أن
معظمه غير قابل للتبادل وبالتالي غير متيسر للنبات . وعندما تحدث عن عنصر غير

(١٨) قد توجد بعض المناطق الزراعية في العالم العربي فقيرة في المغنسيوم ، إلا أن هذه الحالة غير مدروسة على وجه
الدقة في العالم العربي وقد يعوض إضافة الأسمدة الورقية هذا النقص .

متيسر خاصة فيما يتعلق بالبوتاسيوم ، فنحن نعني أن استخدامه على هذه الصورة بواسطة النبات غير ممكن . إلا أن صلاحية البوتاسيوم في المعادن الحاملة له مثل البيوتيت biotite والمسكوفيت muscovite والإيلايت illite ممكنة خلال عوامل التعرية العادية . فبعض البحوث قد تضمنت أن النسبة العظمى من البوتاسيوم التي تزال من التربة بواسطة المحاصيل تأتي من المصادر غير المتبادلة . شكل ٥ - ٦ يوضح صور البوتاسيوم في التربة في وجود معدن الطين الإلايت .



شكل ٥ - ٦ : البوتاسيوم الذائب ، والمتبادل والمثبت والشبكي المرتبط على الإلايت .

ناقش ويكلاندر (54) Wiklander طبيعة وميكانيكية تثبيت البوتاسيوم وانطلاقه على الصورة الميسرة . خلال عمليات الغسيل leaching والتعرية ينفرد بعض أيونات البوتاسيوم المرتبطة . بعض الأماكن التي خلت بعد هجرة أيونات البوتاسيوم ربما تملأ

بأيونات الكالسيوم أو المغنسيوم أو الهيدرونيوم (H_3O) ، وبالتالي يؤدي إلى تمدد جزئى للمعدن ونقص في إمداد التربة بالبوتاسيوم . عند إضافة أملاح البوتاسيوم للتربة تنطلق « الأيونات الألينية » "aline ions" من الارتباط وتستبدل بأيونات البوتاسيوم المضافة الجديدة . إلا أن أيونات البوتاسيوم المثبتة حديثاً غير ممسوكة جيداً مثل أيونات البوتاسيوم الأصلية ، وبالتالي تكون أكثر يسرية للنبات .

تظهر حالة الاتزان بين الصورة الذائبة والمتبادلة والمثبتة من البوتاسيوم .



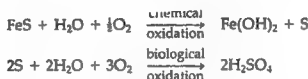
وكما هو الحال في الاتزان دائما عند تغير تركيز أى من المكونات سوف يؤدي إلى الثبات . على سبيل المثال ، نقص البوتاسيوم الذائب في التربة بواسطة النبات وكائنات التربة الدقيقة سوف يسبب انطلاق البوتاسيوم المتبادل والتي بالتالى سوف تسبب الانطلاق البطيء للبوتاسيوم المثبت . هذه الحالة مرغوب فيها لأن البوتاسيوم المدمص والمثبت والذي لا يغسل من التربة يكون صالحاً وميسراً للنبات .

الكبريت Sulfur

يوجد الكبريت في التربة أساساً في الجزء العضوى (41) ، ولكنه ربما يوجد أيضا في المعادن مثل البيريت pyrite ، والكوبالتيت Cobaltite والجبس gypsum والإبسوميت epsomite وفي محلول التربة على هيئة أيون الكبريتات (SO_4^{2-}) . ويأخذ النبات الكبريت على صورة أيونات الكبريتات . وكما هو الحال في أيون الفسفات فإن أيون الكبريتات ضعيف الادمصاص ، حيث يزداد الادمصاص بالنقص في pH التربة . ويفضل الادمصاص بوجود الأكاسيد المتأدرة (الممتيعة hydrated) للحديد والألومنيوم (54) . ويعتقد أن أيون الكبريتات بصفة عامة يحل محل أيونات الهيدروكسيل في معادن الطين تلك العملية التي تعرف بالتبادل الأنيوني anion exchange . عملية مثل التكلس والتي تميل إلى زيادة pH التربة بواسطة إضافة أيونات الأيدروكسيل تسبب انطلاق أيونات الكبريتات من حبيبات التربة وإحلال أيونات الهيدروكسيل محلها .

يتيسر الكبريت العضوى للنبات خلال عملية الأكسدة الحيوية biological oxidation . خلال نشاط كائنات دقيقة معينة يتحول الكبريت من الصورة العضوية إلى أيونات كبريتات تلك الصورة التي تمتص بواسطة النباتات الراقية . لا تؤكسد كائنات التربة الدقيقة الكبريت العضوى فقط ولكنها تؤكسد معادن السلفيد مثل كبريتيد الحديدوز

(FeS) . وحيثما توجد التهوية الجيدة ، والرطوبة الكافية ، والحرارة المناسبة ، فإن (FeS) يمكن أن يتأكسد كيميائياً إلى الكبريت العنصري ، الذى يتأكسد بالتالى إلى الكبريتات بواسطة بكتريا الكبريت Sulfur bacteria . خطوتنا أكسدة كبريتيد الحديدوز فى التربة قد بينت لأول مرة بواسطة ويكلندر Wiklander وهالجرين Hallgren وجونسون Jonsson (55) وربما يمكن كتابتها كما يأتى :



والأكسدة الحيوية فى التربة لمعدن البيريت (Fe S₂ pyrite) قد بينت أيضاً أن حمض الكبريتيك هو الناتج النهائى (54) .

مصدر آخر لكبريت التربة هو ثانى أكسيد الكبريت من الجو حيث تصل هذه الصورة من الكبريت مع الأمطار والثلوج إلى التربة (56) . وبالقرب من مراكز الصناعة ربما يصل هذا المصدر إلى نسبة ملموسة^(١) . والامتصاص المباشر لثانى أكسيد الكبريت بواسطة التربة (وربما بواسطة النباتات) يمكن أيضاً اعتباره مصدراً لكبريت التربة (3) .

الحديد Iron

لا يوجد فى العادة نقص فى حديد التربة ، إلا أنها قد ينقصها الصور المتبادلة والذائبة للحديد . فكميات مرضية من الحديد توجد فى المعادن ، وفى الأكاسيد المتأدثرة مثل الليمونيت Fe₂O₃ · 3 H₂O limonite وعلى الصورة الكبريدية sulfide (10) . والحديد يكون فى الغالب متمسراً للنبات على صورة الحديدوز ferrous form إلا أن كميات محسوسة من أيون الحديدك ferric ربما تمتص أيضاً .

وتتحكم درجة pH التربة فى ميسورية الحديد للنبات بشدة . فى التربة الحامضية ، تذوب كميات مرضية من الحديد فى محلول التربة وهى ميسرة للنبات . إلا أن فى التربة المتعادلة أو القاعدية فإن الحديد يكون غير ذائب . وفى الحقيقة فإن واحدة من خطورة زيادة التكلس هى الناتجة عن زيادة الـ pH والتى تسبب ظهور أعراض نقص الحديد على

(١) تحترق مراكز الصناعة من أهم مصادر التلوث بأكاسيد الكبريت .

النباتات . إلا أنه بالرغم من ذلك ففي التربة الفقيرة في الحديد الذائب فإن هذا العنصر ربما يكون ميسوراً بواسطة الملامسة المباشرة لجذور النبات مع حبيبات التربة المحتوية على الحديد (13) .

المنجنيز Manganese

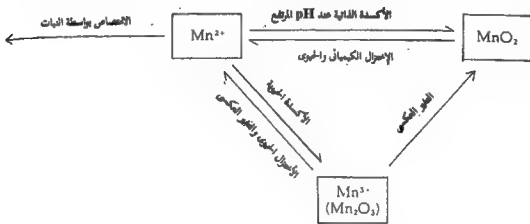
طبقاً لما أوضحه ليبر Leeper (24) فإن المنجنيز قد يوجد في التربة على الصورة : الثنائية التكافؤ (bivalent) أو الثلاثية التكافؤ (trivalent) و (أو) الرباعية التكافؤ tetravalent . ربما يوجد الأيون الثنائي التكافؤ ذائباً في محلول التربة أو كأيون متبادل مدمص على غرويات التربة ، وكل منهما ميسر للنبات .

والأيون المتبادل الثنائي التكافؤ مهم في التغذية بالمنجنيز لذلك فإن كمية قليلة جداً من منجنيز التربة يمكن أن توجد ذائبة في ماء التربة (54) . معظم منجنيز التربة يرتبط في المركبات غير الذائبة في الصور الثلاثية والرباعية التكافؤ وبنسب أقل في الصورة ثنائية التكافؤ وبالتالي غير متبادل أو غير ميسر للنبات . كما أن المنجنيز المرتبط بالصورة العضوية غير ميسر . والنسبة العظمى للمركبات غير الذائبة هي أكاسيد رباعية التكافؤ وثلاثية التكافؤ للمنجنيز .

ولما كانت الصورة المختزلة للمنجنيز (الأيون الثنائي التكافؤ) هي الصورة الممتصة بواسطة النبات ، فإن التربة الفقيرة التهوية الحامضية لابد أن تحفز يسرية المنجنيز . تحت هذه الظروف ربما تختزل الصور الثلاثية والرباعية التكافؤ إلى الصورة الثنائية التكافؤ . وبالعكس فإن التربة الجيدة ^{١١}ية القلوية تحفز أكسدة المنجنيز مما تجعله غير ميسر للنبات . أكاسيد المنجنيز مثل Mn_2O_3 و MnO_2 تتكون تحت هذه الظروف . وبالتأكيد هذه حالة أخرى من حالات تكليس التربة التي ترفع درجة pH والتي من المحتمل أن تسبب عدم يسرية عنصر أسامى .

تحول المنجنيز الثنائي التكافؤ إلى الصور الثلاثية والرباعية التكافؤ يمكن أيضاً أن تحدث خلال الأكسدة الحيوية (24) . نشاط الكائنات الدقيقة في هذه الحالة تسود في التربة المتعادلة أو القليلة القلوية ، كما وجدها كاستيل Quastel (41) ، كما أنه وجد أيضاً أن صور المنجنيز ذات التكافؤ العالي ربما أيضاً تختزل إلى الصورة ثنائية التكافؤ وبالتالي تجعله ميسراً للنبات . شكل ٥ - ٧ يوضح تحولات المنجنيز في التربة .

ربما تؤثر كمية الفسفات في التربة بطريقة غير مباشرة في ميسورية المنجنيز ، حيث أن إضافة فسفات الكلسيوم الهيدروجينية إلى التربة توضح زيادة امتصاص المنجنيز (9) . وزيادة المنجنيز الذائب الذى ينشأ عن تكوين فسفات المنجنيز ربما تكون السبب في زيادة الامتصاص هذه .



شكل ٥ - ٧ : تحولات المنجنيز في التربة تحت الظروف الهوائية .

Data from P.J.G.Mann and J.H.Quastel. 1964. Nature. 158: 154 .

النحاس Copper

توجد النسبة العظمى من النحاس للصخور الأولية على هيئة كلسوبريت chalcopyrite ($Cu Fe S_2$) والتي من المحتمل أنها المصدر الطبيعي لرواسب الكبريتيد النحاسي في التربة (10) . كمية قليلة جدا من النحاس الذائب توجد في محلول التربة .

قدر ويكلاندر Wiklander (54) محتوى محلول التربة العادى من النحاس بـ ٠.١ جزء في المليون ، والكمية الحقيقية القابلة للذوبان لا تزيد عن ١ جزء في المليون للتربة . كتيونات النحاس الثنائية التكافؤ تُدمص بقوة كبيرة إلى غرويات التربة والمواد العضوية للتربة (19) تلك الصورة ذات النسبية في التبادل . إدمصاص النحاس كأيون معقد أحادى التكافؤ $Cu OH^+$, $Cu Cl^+$ قد وضحت في المادة العضوية للتربة (28) وفي معادن الطين (34) .

ويكون لنحاس التربة أيضاً معقداً ثابتاً مع المادة العضوية للتربة وفي هذه الصورة غير قابل للتبادل . بالإضافة ، ربما يوجد النحاس على الصورة غير المتبادلة كمكون للفضلات العضوية أو كمكون للمعادن الأولية والثانوية (54) . وعدم ميسورية النحاس المرتبط بالمادة العضوية قد لاقت تأييداً من ستينبرج Steenbjerg (45) ، الذى أشار إلى أنها قد تكون سبباً لنقص النحاس فى الأراضى العضوية .

إضافة فسفات الكلسيوم الهيدروجينية للتربة يظهر أنها تسبب نقصاً فى امتصاص النحاس بواسطة النارج^(١) Sour-orange (9) ، وتكوين فسفات النحاس غير الذائبة ربما يكون السبب فى هذه الظاهرة .

الزنك Zinc

طبقاً لما وجدته بولد Bould (10) فإن الزنك يوجد فى معادن الحديد ومغنسيوم ferromagnesium والماجنتيت magnetite والبيوتيت biotite والهورنبلند hornblende . وتعرية هذه المعادن يطلق الزنك فى صورة ثنائية التكافؤ، تلك الصورة التى تدمص على التربة وعلى المادة العضوية وتمثل الصورة المتبادلة . بالرغم من أن المعلومات قليلة عن تركيز الزنك فى محلول التربة ، إلا أنه يعتقد أنه قليل جداً .

وكما هو الحال فى العناصر الأساسية فإن واحداً من العوامل المتحركة فى ميسورية الزنك هو pH التربة . تتناقص ميسورية الزنك كلما زاد الـ pH ، وبالتالي النباتات التى تنمو فى التربة القاعدية من المحتمل جداً أن تظهر أعراض نقص الزنك .

أوضح كامب Camp (12) أن نقص الزنك ربما يحدث فى الموالح Citrus النامية فى التربة ذات الـ pH الأعلى من ٦ . وزيادة ميسورية الزنك بنقص درجة الـ pH يعتقد أنها ترجع إلى تأثير الأحماض على ذوبانية كل من ZnS and $ZnCO_3$ وعلى معدل تعرية المعادن الحاملة للزنك (54) .

وكما هو الحال فى النحاس فإن إضافة فسفات الكلسيوم الهيدروجينية إلى التربة يسبب نقص امتصاص الزنك بواسطة النبات (9, 43) . وسبب واحد لهذا النقص هو تكوين فسفات الزنك الغير ذائبة فى التربة .

(١) يتبع العائلة السذبية Rutaceae جنس الموالح Citrus ويسمى علمياً (Citrus aurantium) وقد يعرف الخليزيا بالـ Seville Orange .

البورون Boron

يظهر البورون في صور متبادلة ، وذائبة ، وغير متبادلة في التربة - وذلك يعني كحامض بوريك boric acid (H_3BO_3) وبورات الكالسيوم أو بورات المنجنيز وأيضاً كمكون للسليكات (54, 10). وهو مثل الزنك من حيث القلة الشديدة في محتوى محلول التربة منه . ويدل تحليل مختلف أنواع التربة أن كميات البورون في التربة العضوية ربما يكون مرتفعاً عن ذلك في التربة الحامضية للمنطقة الرطبة والتي من المحتمل أن يحدث فيها نقص البورون دائماً .

وكما هو الحال في المنجنيز والزنك فإن رفع درجة pH التربة يسبب نقصاً في ميسورية البورون للنبات والسبب المحتمل لذلك هو تكوين مركبات البورون غير الذائبة إلا أن هذا الرأي قد اعترض عليه دراك وسيلنج وسكارسز Drake, Sieling and Scarseth (16) والذين قد أوضحوا أن على المدى الواسع من الـ pH فإن درجة ذوبانية البورون لم تتأثر وربما ترجع تلك المتناقضات إلى ملاحظة أن إضافة الكلس إلى التربة ربما يسبب عدم ميسورية البورون . ففي عملية التكلس يرتفع pH التربة وهي الحالة التي تظهر عادة لتؤيد الاقتراح أن رفع pH التربة يقلل ميسورية البورون بها . إلا أن تكلس التربة يزيد أيضاً محتواها من الكالسيوم ، لذلك فقد وجد ريف وشيف Reeve and Shive (42) أن زيادة الكالسيوم في المزرعة الرملية ينقص امتصاص البورون في نبات الطماطم . وبما أن التكلس هو الطريقة العادية لرفع pH التربة ، لذلك فإن تفسير ظاهرة ملاحظة أن زيادة الـ pH تقلل ميسورية البورون لا تقع تحت تأثير الـ pH ولكن تقع تحت تأثير الكالسيوم .

إضافة فسفات الكالسيوم الهيدروجينية إلى التربة تقلل من امتصاص البورون كما هو الحال في نقص امتصاص الزنك والنحاس . وهذه الظروف إما أن تكون نتيجة إضافة الكالسيوم أو إضافة الفسفات وكما هو الحال في كل من النحاس والزنك فإن هذه الحالة ما زالت غامضة وغير واضحة للآن .

المولبدنيوم Molybdenum

طبقاً لما وجدته ويكلندر Wiklander (54) يوجد المولبدنيوم في التربة على صور ثلاث : ذائباً في محلول التربة كأيونات موليبدات ($HMbO_4^-$ أو MoO_4^{2-}) ومدمص على جزيئات التربة على صورة متبادلة وعلى صورة غير متبادلة كمكون لمعادن التربة

والمادة العضوية . كمية المولبدنيوم الذائبة في محلول التربة يعتقد أنها ضئيلة جداً . وفي تحليل تربة كاليفورنيا وجد بارشاد Barshad (6) أن محتوى المولبدنيوم الذائب في الماء يتراوح بين ٣, إلى ٣,٩ جزء في المليون منسوباً للتربة الجافة . وحتى هذه الكمية الضئيلة جداً تعتبر عالية للغاية . وبمعكس العناصر الصغرى الأخرى فالمولبدنيوم يصبح أكثر ميسورية بزيادة pH التربة (42) .

جزء من محتوى التربة من المولبدنيوم يظهر في صور الأكاسيد الثلاث : أكسيد المولبدنيوم (MoO_3) ثنائي أكسيد المولبدنيوم (MoO_2) وخماسي أكسيد المولبدنيوم Mo_2O_5 ، كما قدرت بواسطة أمين وجوهم Amin and Joham (4) . والمولبدنيوم في هذه الصور غير متيسر للنبات وهذه حقيقة خاصة بالأوكسيدات الأكثر اختزالاً (MoO_3) (MoO_2) ولكن الأكسيد الثلاثي يمكن أن يكون متيسراً بالتفاعل مع كتيونات التربة . وهنا نجد أن الأكسدة تجعل العنصر أكثر يسراً للنبات . وهذا الوضع يتناقض مع حالة المنجنيز حيث أن الاختزال يجعله أكثر يسراً للنبات .

إدمصاص أيونات المولبدنيوم إلى معادن الطين والأكاسيد المتميعة تشبه حالة أيونات الكبريتات والفوسفات (54) . وبالتالي فإن أيونات المولبدنيوم سوف تتبادل مع أيونات الهيدروكسيل OH^- على هذه المواد .

العناصر الأخرى Other Elements

أجريت دراسات عديدة بدأها أوستيرهوت Osterhout (38, 39) الذي أوضح أن الصوديوم ربما يكون أساسياً لنمو بعض الطحالب البحرية . ولقد وضع جليا أن الصوديوم ضروري لنمو وإثمائية العديد من الطحالب الخضراء المزرقة blue-green algae (2) والنباتات الراقية . ويمكن للصوديوم أن يحل محل البوتاسيوم جزئياً في كل النباتات الراقية والديقية .

وربما تحتاج بعض النباتات للسيليكون . على سبيل المثال أوضح سومير Sommer (44) أن نمو الأرز Rice والدخن (Millit) يتحسن بإضافة السيليكون إلى بيئة المزرعة . وقد أوضح لمان (26) Lipman أن السيليكون يحسن نمو نباتات الشعير وعباد الشمس . والعديد من صفوف الطحالب تحتوي على تراكيب سيليكونية ، وفي هذه الحالة فإن السيليكون يعتبر أساسياً لتلك النباتات . ويعتقد أيضاً أنه أساسى لنباتات ذيل الحصان

. Equisetum

وهناك دراسات مبكرة عديدة وجد فيها أن الألومنيوم يحسن نمو نباتات عديدة كما أشار إستيلز Stiles (50) . إلا أن الألومنيوم معروف بسميته أكثر منه نفعاً عندما يقدم بكميات كبيرة وهكذا قرر كل من مك لين McLean وجلبت Gilbert (33) أن الخس والبنجر والشعير حساسة جميعها لسمية الألومنيوم .

وفي دراسات أخرى مبكرة تبين أن الكلورين هو عنصر ضروري لبعض النباتات فقد أوضح ليمان Lipman (26) أن الكلورين قد يحسن نمو الحنطة السوداء buck-wheat والبسلة garden peas . وحديثاً جداً أوضح بروير Broyer وزملاؤه (11) ضرورة الكلورين للنمو الطبيعي لنباتات الطماطم . وقد اقترحوا أن البرومين bromine ربما يحل محل الكلورين في ذلك . هذا الاقتراح قد أيد مؤخراً بواسطة الريش Ulrich وأوهكي Ohki (53) الذي أوضح أن الكلورين والبرومين أساسيان لنمو بنجر السكر . ربما بسبب أن الكلورين لازم في أكسدة H_2O إلى التمثيل الضوئي .

ومن المثير للاهتمام فيه أن أي نبات يحتاج إلى الجاليوم gallium إلا أن إستينبرج (46, 47) Steinberg قد أوضح احتياج فطر العفن الأسود (Aspergillus niger) لهذا العنصر وفي النباتات الراقية مثل عدس الماء (Lemna minor) (Duckweed) إلا أنه في الدراسات الأخيرة (48, 49) قد أوضح نجاحاً محدوداً يثبت حاجة تلك الكائنات للجاليوم .

وبالرغم من أن الكوبلت Cobalt مكون لفيتامين ب_{١٢} وتحتاجه بعض الحيوانات ، إلا أن القليل من الطحالب الخضراء المزرق قد أوضحت احتياجاتها له من بين النباتات (22) . أوضح إستيلز Stiles (50) حالات عديدة من تسمم النباتات من الكوبلت .

أسئلة

- ١ - ٥ ما هي المزرعة المائية ؟ وكيف أنها مفيدة في دراسات التغذية المعدنية ؟ وما هي بعض المشكلات التي لا بد من أخذها في الحسبان بواسطة العلماء في هذا العمل ؟
- ٢ - ٥ أذكر بعض التطبيقات التجارية للعديد من المحاصيل التي يمكن أن تنمو في المزرعة المائية وما الذي يجب عمله في المستقبل .
- ٣ - ٥ بالإضافة للتغذية المعدنية ، إشرح الإستخدامات التجريبية الأخرى للمزرعة المائية على سبيل المثال ، هل من الممكن أن تدخل كيماويات أخرى بخلاف عناصر الأملاح إلى النبات خلال المزارع المائية ؟
- ٤ - ٥ لماذا تسمى كل من عناصر : Mn, Zn, B, Cu and Mo عناصر نادرة ؟
- ٥ - ٥ إشرح الإصطلاحات التالية: « المزرعة المائية » "Slope culture" ، ومزارع التنقيط drip culture والمزرعة الرملية Sand culture .
- ٦ - ٥ أذكر المصادر في التربة التي تعتمد منها النباتات العناصر التالية : الفسفور ، الكالسيوم ، المغنسيوم ، البوتاسيوم ، الكبريت ، الحديد ، المنجنيز ، النحاس ، الزنك ، البورون ، المولبدنيوم .
- ٧ - ٥ توجد عناصر أخرى بخلاف الخمسة عشر عنصراً الأساسية ربما تكون أساسية لنبات وإغاثية النبات . ما هي بعض هذه العناصر وما هو دورها الفسيولوجي المحتمل ؟
- ٨ - ٥ كيف يمكنك تحديد أن العنصر أساسي لنبات وإغاثيته ؟
- ٩ - ٥ التكلس الزائد في العادة يسبب نقص عناصر معينة في النبات . ما هي تلك العناصر ولماذا يسبب التكلس هذا النقص ؟
- ١٠ - ٥ لماذا تعتبر درجة pH التربة هامة ليسرية العناصر وامتصاصها لعناصر معينة بواسطة النبات ؟

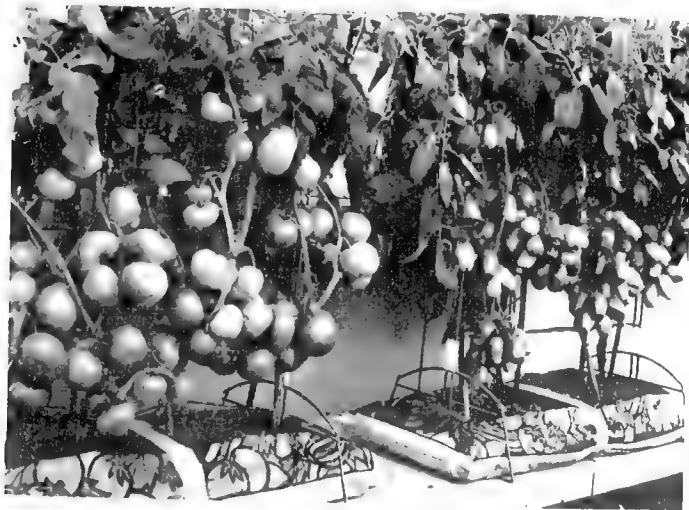
قراءات مقترحة

- Amon, I. 1974. *Mineral Nutrition of Maize*. Int. Potash Inst., eds. Bern: Der Bund.
- Clarkson, D.T., and J.B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:239-298.
- Epstein, E. 1972. *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*. New-York: Wiley.
- Hewitt, E.J., and T.A. Smith. 1975. *Plant Mineral Nutrition*. London: English University Press.
- Mengel, K., and E.A. Krikby. 1978. *Principles of Plant Nutrition*. Int. Potash Inst., eds. Bern: Der Bund.
- Rains, D.W. 1976. Mineral metabolism. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Sutcliffe, J.F., and D. Baker. 1974. *Plant and Mineral Salts*. London: Edward Arnold.



إمتصاص وانتقال الأملاح المعدنية

Mineral Salt Absorption and Translocation



نباتات طماطم وفلفل نامية في تربة مكونة من مخلوط ألبيث^(١) الطبيعي وعليط من العناصر الأساسية .

مهداه من : Fision Horticulture Division, Bramford, Ipswich, Suffolk, England

(١) ألبيث - peat - هو خليط من بقايا العديد من النباتات وهو يستخدم بكثرة لصنع نباتات الصوب وأكثرها استخداماً هو ألبيث موسز peat mosses أى مخلفات الحزازيات القائمة والمبطحة .



لقد ناقشنا في الفصل الخامس وجود وصلاحية وميسورية العناصر الضرورية في التربة . والخطوة التالية سوف نتناول فيها تحديد كيفية إختراق هذه العناصر نسيج الجذر وكيفية انتقالها خلال النبات .

لقد افترض الباحثون الأوائل أن الأملاح الغير عضوية تحمل إلى داخل النبات سلبياً مع امتصاص الماء ، وأن إنتقال هذه الأملاح الممتصة إلى أجزاء النبات المختلفة يعتمد على تيار النتح في النبات . إلا أن هذه الافتراضات لا تفسر الفروق والخلافات الواضحة في تركيب الملح في أنسجة النبات ووسط نمو النبات . ويُعتقد أن المواد النشطة أزموزياً تنتشر على طول منحدر تدرج التركيز من التربة إلى النبات . والتركيز الأزموزي داخل الخلية يظل باستمرار منخفضاً من خلال استعمال واستهلاك المواد الممتصة في عمليات التمثيل الغذائي (الأيض metabolism) . والنظرية الأزموزية كافية لتفسير الامتصاص ولكنها لا تأخذ في الاعتبار الانتقال السريع للأملاح بمجرد امتصاصها . مرة أخرى فإن تيار النتح يشترك هذه المرة فقط في المساعدة على انتشار الأملاح لا امتصاصها . وهكذا كانت المحاولات المبكرة لتفسير امتصاص الملح وانتقاله تبنى على الميكانيكيات الفيزيكية وقد أهملت بالكامل أهمية الطاقة الأيضية .

إلا أنه في هذه الأثناء جاء الفسيولوجي البارع فيفر Pfeffer (47) الذي جاء بتقرير ناقض بشدة كل النظريات السابقة عن امتصاص الأملاح وألقى الظل على تيار النظريات الشائعة في ذلك الوقت . فلقد أعلن فيفر أن « طبيعة البلازما من المحتمل أنها تتمكن المادة من الاتحاد كيميائياً مع العناصر البلازمية ، ثم تنتقل داخلياً حيث تنفرد حرة مرة أخرى » . هذا الرأي يتفق جيداً مع نظرية الحوامل في امتصاص الأملاح والتي تنال القبول العام الآن .

وكما هو الحال عندما يحاول أحد الاعتراض على ما هو راسخ في الأذهان وشائع الاعتقاد فقد لاقت تلك النظرية التي أستهجنها علماء ذلك الوقت كل الحذر وأثارت الاعتراضات ولم تؤخذ بمجدية كافية ، حيث برزت واستمرت التفسيرات « والموديلات » لشرح وتفسير امتصاص الملح على ضوء الميكانيكيات الفيزيكية . وفي خلال الثلاثينات من هذا القرن فقد أوضحت الأبحاث أخيراً أن امتصاص الملح يعتمد في معظمه على الطاقة الأيضية - أي أن امتصاص الملح دائماً ذا سيادة نشطة . إلا أن الامتصاص السلبي ما زال مقبولاً لدينا لأهميته لتراكم الأيونات لذلك فإننا سنناقشه بالتفصيل عند التحدث عن الامتصاص النشط .

الإمتصاص السلبي Passive Absorption

الفراغات الخارجية والظاهرية الحرة Outer and Apparent Free Spaces

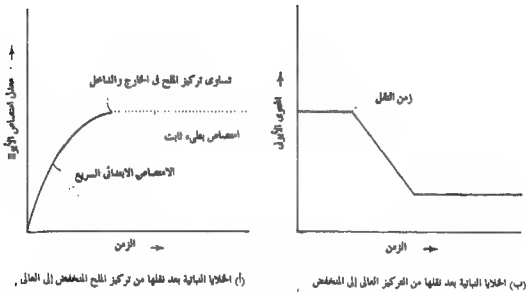
يحدث امتصاص الملح من خلال ملازمة المجموع الجذرى لغرويات التربة أو محلول التربة . ما هي الميكانيكيات التى تعمل على مرور الأملاح الغير عضوية الذائبة من محلول التربة إلى النبات ؟ . بين العديد من الباحثين أن هناك امتصاص سالب للأيونات أو امتصاص غير أبيض . فلقد وجدوا أنه عندما تنقل خلية أو نسيج نباتى من وسط ذو ملح منخفض التركيز إلى وسط متوسط أو عالى التركيز النسبى للملح يكون هناك إمتصاص يبدأ سريعاً للأيونات يتبعه ببطء فى هذا الامتصاص الذى يكون تحت التحكم الأيضى (أنظر شكل ٦ - ١) ، ولا تتأثر الفترة الابتدائية السريعة فى الامتصاص بدرجة الحرارة أو المثبطات الأيضية - أى أن الطاقة الأيضية لا تشترك فى هذا الامتصاص . ولو أعيد النسيج السابق إلى وسط ذى تركيز ملح منخفض فإن بعض الأيونات التى أخذت سوف تنتشر خارجة إلى الوسط الخارجى . وبمعنى آخر فإن جزءاً من الخلية أو النسيج المغموس فى محلول الملح يكون مفتوحاً للإنتشار الحر free diffusion للأيونات . ولأن الإنتشار الحر يعنى أن الأيونات تتحرك بحرية إلى داخل أو إلى خارج النسيج ، وجزء النسيج المفتوح للإنتشار الحر سوف يصل إلى حالة الاتزان مع الوسط الخارجى وتركيز الأيونات فى هذا الجزء يكون مساوياً لذلك الموجود فى الوسط الخارجى . والجزء من الخلية النباتية أو النسيج الذى يسمح بالانتشار الحر يطلق عليه الفراغ الخارجى outer space .

وبمعرفة مبدأ الفراغ الخارجى ، بدأ العلماء إدراجهم فى حساب حجم هذا الفراغ للخلية النباتية أو للنسيج ، فقد غمسوا النسيج فى محلول معروف التركيز ، وسمح له بالوصول إلى الاتزان ثم قدرت كمية الملح التى أخذت .

ولقد وجد هوب Hope واستيفنس Stevens (28) أنه عندما تغمس أطراف جذور الفاصوليا فى محلول "KCl" فإنها تصل إلى حالة الاتزان بعد ٢٠ دقيقة . وهذا الانتشار العكسى لكلوريد البوتاسيوم يحدث فى غياب الطاقة الأيضية ، وحجم النسيج المستخدم اعتبر ليشمل جزءاً من السيتوبلازم . وفى عمل تالى لهوب Hope (27) أوضح أن حجم النسيج المقاس الذى يسمح بالانتشار الحر يزداد عندما يزداد تركيز كلوريد البوتاسيوم فى المحلول الخارجى ، وبالتالي يشط الانتقال المنشط ، لذلك فنحن نفترض فقط أن التراكم السلبي للأيونات ضد منحدر تدرج التركيز لا بد أن يحدث . وقد أطلق اصطلاح

الفراغات الظاهرية الحرة apparent free spaces يعبر عن الحجم الملائم والمتطابق لنفاذية وانتشار الأيونات الحرة .

كيف تتراكم الأيونات ضد منحدر تدرج التركيز (جهد كيميائي) بدون اشتراك الطاقة الأيضية ؟ هنا صيغ عديدة للامتصاص السلبي تعرف بالتبادل الأيوني ion exchange، وتأثير واتزان دونان Donnan effect and equilibrium ، والتدفق الكتلي للأيونات mass flow of ions ، وهي المسؤولة عن تحرك الأيونات ضد منحدر تدرج الجهد الكيميائي .



التبادل الأيوني Ion Exchange

الأيونات المدمصة على أسطح الجدر الخلوية أو أغشية الأنسجة ربما تتبادل مع أيونات المحلول الخارجى المغموس فيه النسيج . وقد سبق لنا أن شرحنا ميكانيكيات تبادل أيونى مشابه بين محلول التربة وغرويات التربة فى الفصل السابق . دعنا نفترض على سبيل المثال أن كتيون K^+ المحلول الخارجى يتبادل مع أيون الهيدروجين H^+ المدمص على أسطح الغشاء ، عندئذ يمكن للأنيونات أن تتبادل مع أيونات الهيدروكسيل الحرة بنفس

الطريقة ، وبالتالي فإن ميكانيكيات التبادل الأيوني سوف تسمح بالإمتصاص الكبير للأيونات من الوسط الخارجى والذي يعبر عنه بالانتشار الحر free diffusion

تأثير واتزان دونان Donnan Effect and Equilibrium

نظرية تأثير واتزان دونان تتناول تأثير الأيونات المثبتة أو غير المنتشرة . دعنا نضرب مثلاً في ذلك ، ألا وهو الغشاء المنفذ لبعض الأيونات دون الأخرى والذي يفصل بين الخلية والوسط الخارجى . ودعنا نفترض أنه على الجانب الداخلى لهذا الغشاء يوجد تركيز من الأنيونات من تلك التى لا تنفذ من خلال الغشاء (البروتينات المحملة بشحنات كهربية سالبة تعتبر مثلاً للأنيونات المثبتة) . والآن ، لو أن الغشاء السابق يسمح بحرية مرور الكتيونات والأنيونات خلاله من المحلول الخارجى ، فإن أعداداً متساوية من الكتيونات والأنيونات من المحلول الخارجى سوف تنفذ عبر الغشاء حتى يحدث الاتزان . هذا الاتزان عادة لا بد أن يتزن كهربائياً أيضاً ، إلا أنه يحتاج ويتطلب كتيونات إضافية لتوازن الشحنات السالبة للأنيونات المثبتة على الجانب الداخلى للغشاء (أنظر شكل ٦ - ٢) ، وبالتالي فإن تركيز الكتيونات سوف يصبح أكبر في المحلول الداخلى عن ذلك الذى يوجد في المحلول الخارجى . وأيضاً وبسبب الزيادة في الشحنة السالبة والتي ترجع إلى الأنيونات السالبة ، فإن تركيز الأنيونات في المحلول الداخلى سوف تصبح أقل عن ذلك التركيز هذه الأيونات في المحلول الخارجى .

وعندما يتساوى حاصل ضرب الأنيونات والكتيونات في المحلول الداخلى مع حاصل ضرب الأنيونات والكتيونات في المحلول الخارجى فيمكن الوصول إلى اتزان دونان طبقاً للمعادلة التالية :

$$[C_1^+] [A_1^-] = [C_o^+] [A_o^-]$$

حيث :

C_1^+ = الكتيونات في الداخل

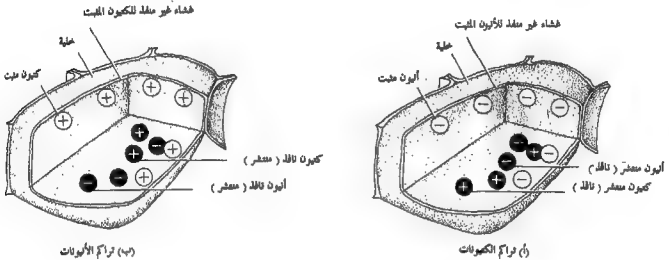
A_1^- = الأنيونات في الداخل

C_o^+ = الكتيونات في الخارج

A_o^- = الأنيونات في الخارج

وهكذا فإن تراكم الأيونات ضد منحدر تدرج التركيز يمكن حدوثه دون الحاجة إلى الطاقة الأيضية حتى يصل اتزان دونان . ولا بد أن نتذكر مع ذلك أنه على الرغم من أن هذه الميكانيكية يحتمل ألا تحدث في النسيج النباتى كما وصف هنا ، إلا أنها تستخدم

كأحد التفسيرات المقترحة لشرح تراكم الأيونات السلبى ضد منحدر تدرج التركيز كاستجابة لمنحدر الجهد الكهربى الكيميائى $electrochemical\ potential\ gradients$.



شكل ٦ - ٢ : إنتشار (نالغ) الأيون غير الأغشية .

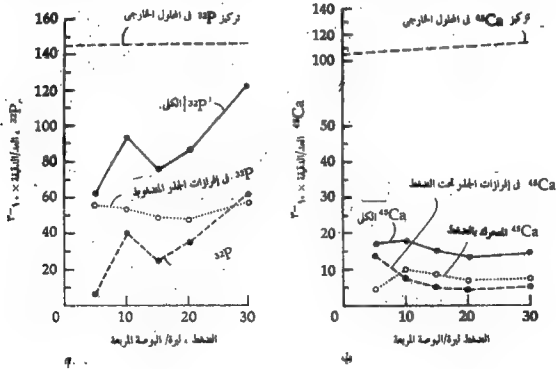
التدفق الكتلى للأيونات Mass Flow of Ions

يعتقد بعض الباحثين أن الأيونات يمكن أن تتحرك خلال الجنور على طول حركة تدفق الماء (30, 31, 35, 36) . وطبقاً لهذه النظرية فإن زيادة تيار النتج لا بد أن يسبب زيادة فى امتصاص الأيونات ، وحدث ذلك يعتبر مقبولاً بصفة عامة (53) ، إلا أن تأثير النتج هل هو مباشر أو غير مباشر ما زال غير واضح . يرى بعض الباحثين أن النتج يؤثر تأثيراً غير مباشراً على امتصاص الأيونات عن طريق إزالة الأيونات بعد انطلاقها إلى أعمدة الخشب مسببة بذلك التخفيف زيادة فى نشاط امتصاص الأيونات (9, 10, 26) . ويعارض ذلك تلك الاقتراح الذى ينادى بأن الأيونات تتحرك مع التدفق الكتلى مع الماء من محلول التربة خلال الجنور وبالتالي إلى المجموع الخضرى . إحدى أو كلتا هاتين الميكانيكيتين قد تكون جزءاً من الصورة العامة لامتنصاص الأملاح بواسطة النباتات ، ومن الصعب إثبات أو عدم إثبات أياً من النظريتين .

فى بحث أجراه لوبوخسينسكى (39) Lopushinsky على نباتات الطماطم المقطوعة القمة قد أيد بطريق غير مباشر الرأى الذى ينادى بأن زيادة النتج تحدث زيادة فى امتصاص الملح . بإضافة درجات مختلفة من الضغط الهيدروستاتيكى إلى المجموع الجنرى للطماطم

المقطوع قممها في غرف ضغط مغلقة ومحتوية على محاليل مغذية من الفسفور النشط إشعاعياً (^{32}P) والكالسيوم المشع (^{45}Ca) ، وقد تمكن من تقدير أن الزيادة في الضغط الهيدروستاتيكي تسبب زيادة في كمية الفسفات والكالسيوم المتحركة إلى داخل خشب الجذر ، ولقد قدر ذلك بواسطة تحليل سائل الجذر المتصاعد للفسفور والكالسيوم المشعين تحت الضغط الجذري العادي وأيضاً تحت تأثير ظروف زيادة الضغط الهيدروستاتيكي (أنظر شكل ٦ - ٣) . وبالرغم من أنه في التجربة السابقة يدفع الماء إلى أعمدة الخشب إلا أن النظام يشابه إلى حد ما ذلك الذي يسحب منه الماء خلال أعمدة الخشب كما في النتج . وفي كلتا الحالتين فإن زيادة تدفق الماء سواء المتسبب عن زيادة الضغط الهيدروستاتيكي أو من سحب النتج فإن النتيجة هي زيادة في امتصاص الأيونات الكلي .

من هذه المناقشة قد تعلمنا أنه على الأقل جزء من الملح الكلي يُمتص بواسطة النبات ربما عن طريق الامتصاص السلبي بالإنتشار الحر للأيونات من خلال الفراغات الظاهرية



شكل ٦ - ٣ : تأثير الضغط على معدل : (أ) تحرك (^{32}P) (ب) تحرك (^{45}Ca) إلى خشب جذور الطماطم .
 ^{32}P أو ^{45}Ca في الإفرازات الجذرية الناشئة عن الضغط توجد كميات من الأيونات النشطة إشعاعياً تتحرك إلى خشب الجذر في غياب استخدام الضغط . ^{32}P أو ^{45}Ca المتحركة بالضغط توجد نوعاً من ^{32}P الكلي أو ^{45}Ca الكلي مصاحبة بتحرك الماء تحت الضغط المستخدم .

الحرية للأنسجة ، وتراكم الأيونات ضد منحدر تدرج التركيز يكون محتملاً تحت الظروف السابقة والذي يرجع إلى : ميكانيكيات التبادل الأيوني أو تحت تأثير وتوازن دونان . والتدفق الكتلي للأيونات خلال أنسجة الجذر يكون أيضاً محتملاً بمساعدة الشد النتحى . وجميع هذه الميكانيكيات تحدث في غياب الطاقة الأيضية .

النقل النشط Active Transport

لقد أوضح التحليل المباشر للعصارة الفعوية للنباتات المغموسة في محلول معروف تركيز الملح فيه صعود كل من الأيونات والكتيونات في النبات صعوداً غير متكافئاً ضد منحدر تدرج التركيز . وفوق ذلك فإن امتداد هذا التراكم هو ذلك الذى يعرف بالميكانيكيات الكهروكيميائية ، وأن التبادل الأيوني وتأثير واتزان دونات لا يكفیان لتفسير هذا التراكم الذى يحدث . والتحليل الكيميائى لتراكم الأيونات في عصير نباتى طحلب نيتيلا^(١) (*Nitella clavata*) وطحلب فالونيا^(٢) (*Valonia macrophysa*) التى قام بها هوجلاند Hoagland (24) قد أعطت صورة ممتازة لكل من التراكم والصفات الاختيارية لميكانيكيات امتصاص الملح في النبات (أنظر شكل ٦ - ٤) .

وبما أن تراكم الأيونات يُشبط عندما يُشبط النشاط الأيضى في النبات (بانخفاض الحرارة أو نقص الأوكسجين أو باستخدام المثبطات الأيضية ... إلخ) لذلك فيمكن القول بأنه يلزم لحدوث هذا التراكم في النبات الحصول على الطاقة الأيضية .

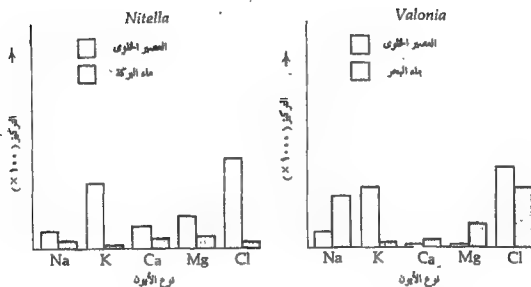
والنقل النشط هو نقل الأيونات بمساعدة الطاقة الأيضية . ولقد اقترح عدة ميكانيكيات لشرح فكرة النقل النشط ولم تنل أى منها القبول العام . إلا أن جميع الميكانيكيات المقترحة قد قبلت المبدأ القائل أن النقل النشط للأيون عبر الغشاء غير المنفذ يتم بمصاحبة وسيط وهو « الحامل » "carrier" ذلك المركب الموجود في الغشاء .

(١) طحلب من طحالب المياه العذبة (قد يعرف بإسم الجنس بـ little star أى النجم الصغير من الطحالب

الخضراء Chlorophyta من عائلة Charophyceae

(٢) طحلب من طحالب المياه البحرية الحارة (من الطحالب الخضراء) Chlorophyta من عائلة

Valoniaceae وقد يعرف بـ Sea-bottle أى زجاجة (أو قينة) البحر .

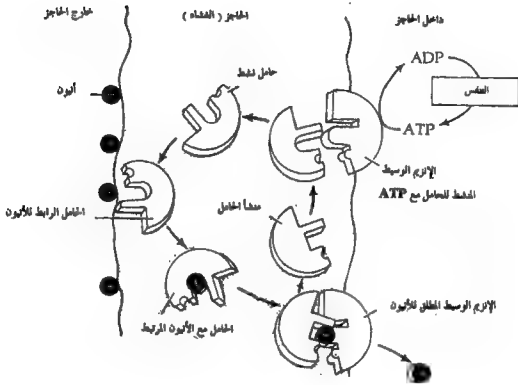


شكل ٦ - ٤ : التركيزات النسبية للأيونات في العصير الخلوي لـ (*Nitella clavata* و *Valonia* macrophysa) للمقارنة ولتوضيح أن الأيونات يمكن أن تتراكم عكس منحدر تدرج التركيز ، كما تشاهد التركيزات النسبية لهذه الأيونات في بيئة النمو .

فكرة الحامل Carrier Concept

الفراغات الداخلية inner space هي تلك الفراغات التي توجد في النسيج أو الخلية والتي من خلالها تنفذ الأيونات بمساعدة الطاقة الأيضية . أين ينتهي الفراغ الخارجى ويبدأ الفراغ الداخلى ذلك لم يثبت جلياً بعد . ومع ذلك فإن قياسات حجم الفراغات الظاهرية قد اقترحت أنه في بعض الحالات أن جزءاً من السيتوبلازم يسمح للانتشار الحر للأيونات . والمساحة أو الحاجز بين الفراغ الخارجى والداخلى غير منفذ للأيونات الحرة . والمرور عبر هذه المساحة قد يعتقد أنها تحتاج إلى تدخل حامل معين والذي يرتبط مع الأيونات في الفراغ الخارجى ثم يطلق هذه الأيونات في الفراغ الداخلى . ويحتمل أن يكون الحاجز غالباً هو الغشاء البلازمى plasmalemma .

وأهم ملاحظ نظرية الحامل هو افتراض توسط « معقد الحامل والأيون « Carrier-Ion Complex » أو ارتباط الحامل مع الأيون في مركب واحد والذي يسهل تحرك الأيون عبر الحاجز غير المنفذ . والأيونات المنفردة إلى الفراغات الداخلية لا يمكنها التحرك خارجياً ومن ثم فإنها تتراكم . وشكل ٦ - ٥ يوضح فكرة الحامل في صورة مبسطة .



شكل ٦ - ٥ : نموذج (معدل) مبسط لفكرة حامل الأيونات . نفس الميكانيكية توضح أيضا انتقال الكيون

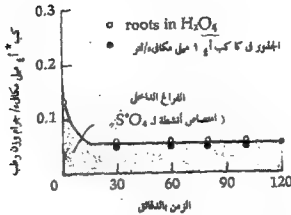
في هذا التصور ، فإن الحامل الأيوني ينشط أولاً . والتنشيط يحتاج إلى الـ ATP والإنزيم المناسب . وطبقاً لرأى بعض الباحثين فإن الإنزيم هو الكينيز Kinase (الفسفوكينيز phosphokinase) الذي يؤثر على عملية الفسفرة phosphorylation أى تنشيط الحامل (فسفرة الحامل) . ويرى البعض أن التنشيط كتغير تركيبى فى الحامل ، الذى يشجع ويكمل لإحكامه مع الأيون . والحامل النشط ربما يُكوّن معقد مع الأيون عند سطح الحاجز الخارجى ليكون معقد الحامل الأيوني والذى ينشق عنه عند سطح الحاجز الداخلى . وفى بعض موديلات الـ ATP فإن الإنزيم (من المحتمل أنه من الفسفاتيز phosphatase) ربما يتوسط انشطار الفسفور بفقد الأيون بسبب ضعف القابلية لحالة الحامل غير المنشط ، لذلك فينطلق الأيون إلى الفراغ الداخلى (عادة السيتوبلازم أو من المحتمل الفجوة) . وربما يمكن تمثيل تلك العملية التى تحدث عند الحاجز طبقاً للخطوات التالية :

وضعت في الماء أو في محلول من $(CaSO_4)$ غير مشبع لفترات مختلفة من الوقت حتى ١٢٠ دقيقة أطلق على هذه الفترة « بفترة عكس الامتصاص » "desorption period" وخلاها تتحرك الكبريتات في انتشار حر إلى خارج نسيج الجذر . وغمس الجذور في محلول $CaSO_4$ يسمح لأي نظير بالتبادل الذي لا بد أن يحدث . وأثناء فترة عكس الإمتصاص يحدث فقد سريع للكبريتات المعلمة والتي تعقبها فترة خلالها لا يوجد مزيد من الفقد ، (أنظر شكل ٦ - ٦) . الفقد السريع الابتدائي بالطبع يرجع إلى انتشار SO_4^{2-} من تلك المساحات في الجذر التي تسمح بالإنتشار الحر والإنتشار العكسي للأيونات أي الفراغ الخارجى . وذلك الجزء من الكبريتات المعلمة المتبقية يشير إلى تلك الأيونات ذات النقل النشط إلى الفراغ الداخلى . أيونات الكبريتات في الفراغ الداخلى لا تستطيع الإنتشار خارجياً خلال فترة « عكس الإمتصاص » ولا تستطيع أن تتبادل مع النظير الثابت لأيون SO_4^{2-} في محلول $CaSO_4$.

تأثيرات التشبع Saturation effects

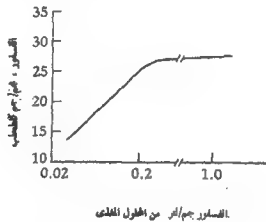
بعض التأييد لفكرة الحامل تأتي من الملاحظات الدالة عن أنه عند زيادة تركيز الملح العالى في الوسط المحيط فيبدو أن معدلات الامتصاص تقترب من الانعدام - وبمعنى آخر فإن نقطة التشبع تقترب من نهايتها ، والتي عندها تكون جميع المواقع النشطة على الحوامل مشغولة . وعند ذلك يمكن أن نرى بسهولة التشابه بين هذه الحالة وبين تأثير التشبع الموجود في التفاعلات الإنزيمية . وحقيقة الحد الأقصى لمعدل الامتصاص ربما تمتد لفترة طويلة نسبية مما يرجح اشتراك عدد محدود من الحوامل العاملة لدرجة أن نقول أنه تحت أقصى كفاءة فإن المواقع النشطة على الحوامل في الحالة السابقة تكون مشغولة طوال الوقت ، وبمجرد أن يطلق الحامل الأنيون في الفراغ الداخلى ، فإنه في الحال يُشغل بأنيون من الفراغات في المساحات الخارجية للنسيج . وبالتالي عند نقطة التشبع فإن الدورة تكون دائماً في حركة مستمرة ولا تستطيع أن تسير أسرع بزيادة تركيز الملح . شكل ٦ - ٧ يعطينا مثلاً عن تأثير مستويات التركيز من امتصاص الفسفات بواسطة خلايا طحلب الكلوريل^(١) *Chlorella*

(١) طحلب الكلوريل من الطحالب الخضراء *Chlorophyta*، وحيدة الخلية - وهو مادة علمية جيدة في تجارب الفسيولوجي وهو من طحالب المياه العذبة وقد كثر الحديث عنه أخيراً كغذاء للحيوانات والإنسان على حد سواء نظراً لنموه السريع تحت الظروف المثالية



شكل ٦ - ٦ : فصل الكبريتات الممتصة إلى منتشرة وأخرى أنشطة الامتصاص . قبل وقت الصفر ، جذور الشعير المفصولة قد عرضت لـ SO_4^{2-} ، ٥ ، ميلي مكافئ/لتر لمدة ٦٠ دقيقة .

عن : J.E. Leggett and E. Epstein 1956. Plant Physiol 31:222



شكل ٦ - ٧ : اخصى الفسفوري للكلوريل النامية في محاليل مغذية محوية على تركيزات مختلفة من الفسفور.

عن : H.J. Krauss and J.W. Porter 1954. Plant Physiol. 29: 229.

التخصص Specificity :

يقدم مبدأ الحامل تفسير معقول للحقيقة القائلة أن الجذور تمتص الأيونات بالاختيار المميز ، أى أن الأيونات تُمتص بمعدلات مختلفة وتتراكم بمستويات مختلفة في نسيج الجذر ، وبالتالي تدل على وجود الحوامل المعينة المتخصصة . هذا التخصص يكون شديداً مع الأيونات ذات السلوك الكيميائي غير المتشابه ولكن هذا التخصص يكون ضعيفاً أولاً يظهر التخصص مع الأيونات ذات السلوك المتشابه . هذا وقد لاحظ إبستين وهاجن Epstein and Hagen (19) أن الكتيونات أحادية التكافؤ للبوتاسيوم ،

والسيزيوم Cesium والروبيديوم rubidium تنافس بعضها البعض على نفس أماكن الارتباط - أى أن معدل إمتصاص الروبيديوم يمكن أن يقلل بإضافة البوتاسيوم أو السيزيوم إلى المحلول المغذى . زيادة تركيز الروبيديوم يمكن أن يتغلب على التأثير المثبط للكتيونين الآخرين . لا الصوديوم ولا الليثيوم lithium يشبطان إمتصاص الروبيديوم وبالتالي يتبين أماكن ارتباط مختلفة على الحامل لهذه الأيونات . وجد أن السيلينيت Selenate يشبط إمتصاص الكبريتات ولكن لا يشبط إمتصاص الفسفات أو النترات (37) .

مرة أخرى يمكننا أن نجد حالة مماثلة لنشاط الإنزيم مع مادة التفاعل enzyme-Substrate . دراسات تثبيط الإنزيم بالمنافسة معروفة جيداً وعادة ما تشرح على أساس التجاذب المتبادل لمادة التفاعل والمثبط على الأماكن النشطة على الإنزيم^(١) . والحامل يشبه الإنزيم وربما يكون له أماكن ارتباط والتي تجذب أيونين أو أكثر ، ويمكن أن تميز بين الأيونات كما يفعل الإنزيم بين مواد التفاعل المختلفة . والتشابه الموجود في نشاط الحوامل والإنزيمات هو سند قوى لتأييد مبدأ الحامل في الإمتصاص النشط للملح .

مضخات الأيون Ion Pumps

لاحظ الباحثون الأوائل أنه بالرغم من أن تراكم الملح يعتمد على الطاقة الأيضية إلا أنه يُظهر عدم وجود علاقة كمية بين إمتصاص الملح والتنفس . لذلك فقد طالب لونداجارد وبورستوم Lundegordh and Burström (42) أن هذه العلاقة تنشأ بين إمتصاص الأنيون وبين ما يسمى التنفس الأنيوني أو التنفس الملحي . فقط لاحظاً أن معدل التنفس يزداد عندما ينقل النبات من الماء إلى محلول الملح . والكمية التي يزداد بها التنفس فوق التنفس العادي (أو تنفس الأساس ground respiration) وذلك بنقل النبات أو النسيج من الماء إلى محلول الملح تعرف بتنفس الملح Salt respiration .

والملاحظات الأولية للنداجارد وبورستوم قد امتدت وتطورت للعمل على نظرية الإمتصاص النشط للملح بواسطة لونداجارد Lundegordh (40, 41) . وقد افترضت نظرية لونداجارد ما يأتي :

١ - إمتصاص الأنيون مستقل ولا يعتمد على إمتصاص الكتيون ويحدث بميكانيكيات مختلفة .

(١) أى أن المثبط بالمنافسة يحل الأماكن النشطة على الإنزيم مما يمنع مادة التفاعل الأصلية من الارتباط على أماكن النشاط بالإنزيم .

٢ - ينشأ منحدر في تدرج تركيز الأوكسجين من السطح الخارجى إلى السطح الداخلى للغشاء وبالتالي يحفز الأكسدة على السطح الخارجى واختزال على السطح الداخلى .

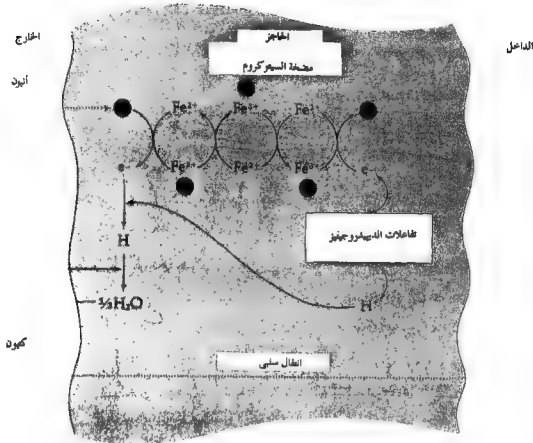
٣ - النقل الفعلى للأنيونات يحدث من خلال النظام السيتوكرومى .

وبما أن هناك علاقة كمية بين امتصاص الأنيون والتنفس الملحي وبما أن هذه العلاقة لا تنشأ بامتصاص الكتيون ، لذلك فقد رجحت أن الأنيونات فقط هى التى تنقل بالطريق النشط . تثبيط التنفس الملحي وبالتالي تثبيط امتصاص الأيون بواسطة السيانيد Cyanide أو أول أكسيد الكربون دفع لونداجارد إلى اقتراح أن انتقال الأنيونات يكون خلال توسط إنزيم سيتوكروم أكسيديز Cytochrome oxidase وهذه السيتوكرومات ربما تكون الحوامل الأنيونية .

ونماذج « موديلات » المضخات السيتوكرومية لم يتم العمل عليها بالتفصيل بعد ويحتمل أنها لا تعكس بدقة الطريق الذى تسلكه السيتوكرومات فى الكائنات الحية . على سبيل المثال ، هذه السيتوكرومات غير معروف وجودها فى الأغشية الخارجة . كما أننا نعرف مع ذلك أن السيتوكرومات ترتبط بصفة أساسية بالتركييب الغشائية الداخلية للجسيمات الخلوية (مثل البلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا كما سوف يشرح فى الفصول القادمة) .

سوف نتناول نموذجين (مودلين) لمضخات امتصاص الملح لكى نوضح محاولات العلماء الأوائل لتقديم الأساس لفهم فكرة ومبدأ الحامل . لا بد أن نتذكر أن النماذج هى آلات عمل فقط working tools وهى مبررات غير مقبولة كيميائية دقيقة. شكل ٦ - ٨ يوضح نظرية السيتوكروم للنداجارد فى امتصاص الملح .

طبقاً لنظرية لونداجارد فتفاعلات الديهيدروجينيز على السطح الداخلى للحاجز تنتج البروتونات (H^+) والإلكترونات (e^-). والإلكترونات المنتجة تتحرك خارجياً فى اتجاه سلسلة السيتوكروم ، وتتحرك الأنيونات داخلياً (أنظر شكل ٦ - ٨) . عند السطح الخارجى للحاجز يتأكسد حديد السيتوكروم المختزل ، ويفقد إلكترون ويلتقط أنيون . والألكترونات المنطلقة تتحد مع البروتون والأوكسجين لتكوين ماء . وعند السطح الداخلى للحاجز فإن الحديد المؤكسد للسيتوكروم يصبح مختزلاً بإضافة الإلكترون المنطلق من تفاعل الديهيدروجينيز . ينفرد الأنيون على الجانب الداخلى للحاجز فى هذا



شكل ٦ - ٨ : نظرية السيتركروم للنداجارد لامتناص الملح . الإمتصاص النشط للأيونات (A^-) بواسطة
« مضخة السيتركروم » « Cytochrome pump » امتصاص الكتيونات (M^+) يكون سالباً .

التفاعل الأخير . وتمتص الكتيونات امتصاصاً سلبياً لتعادل اختلاف الجهد الناشئ عن
تراكم الأيونات على السطح الداخلي للحاجز .

وعلى الرغم من أن نظرية النقل السيتركرومي تساعد على تصور اشتراك الطاقة
الأيضية في امتصاص الأيونات إلا أن عدداً من الباحثين لا يؤمن بهذه التفاصيل من
الناحية العلمية . على سبيل المثال فقد وجد كل من روبرتسون وويلكنز وويكس (52)
Robertson, Wilkins and Weeks أن ٢,٤ - داي نيتروفينول (DNP) 2,4 dinitrophenol
المثبط للأوكسدة الفسفورية ، يزيد التنفس ولكنه يقلل امتصاص الملح . هذه النتيجة
توضح أن إنتاج الـ ATP لا بد أن يبرز في أي نظرية لتراكم الأيون . والاقتراح الأصلي
الذي ينادي بأن الأيونات قادرة على تحفيز التنفس قد وقع تحت هجوم واسع . على
سبيل المثال ، وجد كل من هاندلي وأوفرستريت (Handley and Overstreet 21) أن كلاً
من أيونات البوتاسيوم والصوديوم تحفز التنفس . وأخيراً لو أن هناك حامل واحد

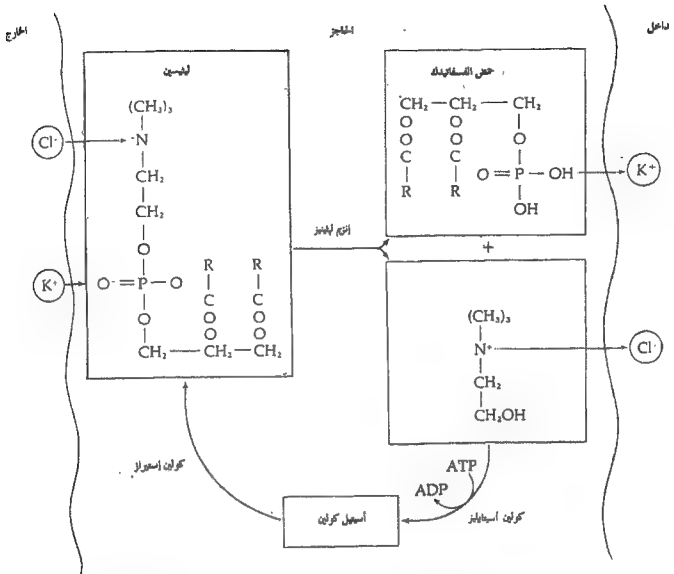
لجميع الأيونات فإن التنافس على مواقع الارتباط بين الأيونات لا بد أن يكون ظاهراً .
فأيونات الكبريتات والنترات والفسفات مع ذلك لا تتنافس مع بعضها .

ميكانيكية حامل الـ ATP ATP Carrier Mechanism

ما وجدته روبرتسون وويلكنز وويكس (52) Robertson, Wilkins and Weeks من أن ٢ ، ٤ داي نتروفينول يثبط امتصاص الملح كان دليلاً قوياً على اشتراك الـ ATP في الامتصاص النشط للملح . التركيزات المنخفضة من هذا المركب تمنع بالكامل تكوين الـ ATP بدون أن تؤثر أو تزيد من التنفس وعلى ذلك فإن الـ ATP قد يكون ضرورياً للمضخات الأيونية .

اقترح بنيت - كلارك (2) Bennet-Clark ميكانيكية للامتصاص النشط للملح الذي يستخدم فيها الـ ATP . هذا الباحث قد اقترح أن الفسفوليبيدات phospholipids ربما تكون مهمة في نقل الإلكترون عبر الأغشية غير المنفذة . وفي هذا النقل فإن الليثيسين lecithin (فسفوليبيد) يتكون أيضاً ويتحلل مائياً بطريقة دائرية - يلتقط أثناءها الأيونات من على السطح الخارجى ويطلقها بالتحليل المائى إلى الفراغ الداخلى . وتتمثل واحد على الأقل من مركبات دورة الفسفاتيد تحتاج إلى الـ ATP (أنظر شكل ٦ - ٩) . مرة أخرى فإن هذا النموذج يواجه عقبات خطيرة عندما نطبقه على النباتات الحية . على سبيل المثال لا تحتوى النباتات على الليثيسين والكولين choline أو استراز الكولين ولما كانت النباتات تحتوى على مواد مشابهة ، فعلى ذلك ، نماذج (موديلات) من هذه الطبيعة لا بد أن تميد بفكرة عمل جاد وهام .

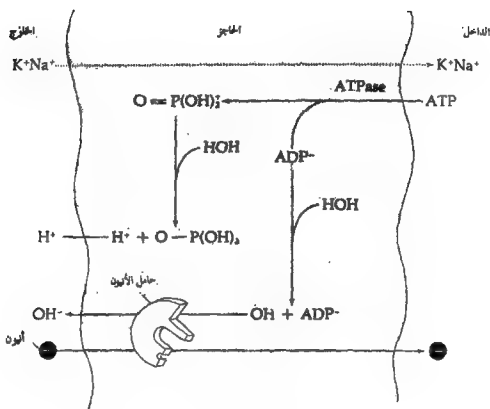
ويبدو منطقياً أن نفترض أن الـ ATP يقدم الطاقة اللازمة للنقل . وقد أوضح النموذج العام الذى قدمه هودجز (25) Hodges وفيه يوضح أن تحلل الـ ATP مهم في نقل أيونات الـ (H^+) عبر الأغشية (أنظر شكل ٦ - ١٠) وكجزء من النموذج فإن إنزيم ATPase يساعد على تحويل الـ ATP إلى كتيون الفسفوريل وأنيون ADP^- . يتفاعل كتيون الفسفوريل $[O=P(OH_2)]^-$ مولداً H^+ وأيونات H^+ المنتجة بهذه الطريقة تتراكم خارج الخلية مع توليد تدرج منحدر للـ pH عبر الغشاء (جهد الغشاء الناقل transmembrane potential) ، أما الأيونات (ADP) فتظل في الخلية . في العديد من الخلايا توجد الشحنات السالبة وتنجذب الكتيونات والتي تنفذ خلال المسام (قنوات Channels) الموجودة في الغشاء (الغشاء البلازمى - plasmalemma) بالتبادل مع H^- . قد أطلق هيجنبوثام Higinbotham (22, 23) على هذه العملية إصطلاح « الأرموزية الكهربائية »



شكل ٦ - ٩ : دورة الفسفاتيدات . الأيونات من الفراغات الخارجية تجذب بواسطة الليسين والتحلل المائي « لمعدن الليسين - الأيون » يطلق الأيونات إلى الفراغ الداخلي . ثم يعاد تمثيل وتكوين الليسين .

“electroosmosis” . والتخصص في امتصاص الأيون قد تكمن في طبيعة المواد الكيميائية المبطنة للمسام . هذه الكيمائيات (مضادات حيوية antibiotic) ربما تتفاعل اختياريًا مع بعض الأيونات ، أما الأيونات الأخرى تمر أو تتحرك خلال الغشاء . وقد اقترح هودجز Hodges أيضًا أن أنيون ADP^{-} في السيتوبلازم يتفاعل مع الماء لإطلاق OH^{-} وطبقاً لذلك فإن OH^{-} قد يتبادل مع الأنيونات الأخرى .

كما هو موضح في شكل ٦ - ٩ ، ربما يشترك الـ ATP بازدواج الطاقة المباشرة في تكوين الحامل ، إلا أن الدليل على تأييد هذه الفكرة غير موجود أو ناقص .



شكل ٦ - ١٠ : دور الـ ATP في نقل أيون الهيدروجين . لاحظ الاختصارات :
 أدينوزين ثلاثي الفوسفات (ATP) ، أدينوزين ثنائي الفوسفات (ADP) ، كيون الفسفوريل $[O=P(OH)_2]^+$ ،
 أيون الهيدروكسيل (OH^-) ، الهيدروجين (H^+) .

From H. Lundegårdh 1950. Physiol. Plant. 3: 183

عن :

جهد الغشاء الناقل ومعادلة نرنست

Transmembrane Potential and Nernst Equation

جهد الغشاء الناقل أو جهد التيار الكهربى (فولتاج voltage) يتولد عبر الغشاء نتيجة لاختلاف تركيزات الأيونات على كل جانب (من هذا الغشاء) ولما كان هذا هو الجهد الكهربى (voltage) فإنه يمكن قياسه بمجموعة من الإلكترودات electrodes وفولتاميتر Voltmeter (جهاز قياس الجهد الكهربى) . يستخدم الكترود إبرى needlelike (ألكترود دقيق microelectrode) لقياس عصير الخلية من خلال ثقب يصل إلى الفجوة . أما الألكترود الآخر فيعمل خارج الخلية كمرجع للألكترود الآخر ، ويقاس فرق الجهد بين داخل وخارج الخلية . لا بد أن نتذكر أن فرق الجهد المقاس

يرجع إلى خواص الغشاء الذى يؤثر على نفاذيته وبدرجة أكبر على انتقال الأيونات . وضع أيونات الأيدروجين إلى خارج الخلية واحتفاظ الخلايا بالأيونات سوف يوجد منحدر كهروكيميائى electrochemical وبالتالى جهد غشائى ناقل . ويمكن أن نستخلص من نموذج « موديل » هودجز Hodges (شكل ٦ - ١٠) امتداد الجهد الغشائى الناقل الذى يؤثر مباشرة على نفاذية الغشاء النسبى للكتيونات ، مرجحين أن الغشاء منفذ لهم .

فيما يختص بنقل الأيونات نتيجة الاستجابة لمنحدر التلرج الكهبرى عبر الغشاء ، فإن صافى التحرك سوف يتناقص عندما يحدث الاتزان بين جهدها الكهبرى وجهدها الكيميائى ، يمكننا استخدام معادلة نرنست لتحليل هذا الاتزان وتقييم إذا ما كان تراكم الأيونات يرجع إلى الامتصاص السلبى أو الامتصاص النشط . وتظهر معادلات نرنست كما يلى :

$$\Psi_1 - \Psi_0 = E$$

$$E = \frac{RT}{n \cdot F} \ln \frac{[C_0^+]}{[C_1^+]} = \frac{RT}{n \cdot F} \ln \frac{[A_1^-]}{[A_0^-]}$$

$$\Psi_1 = \text{الشحنة الكهربية الداخلية}$$

$$\Psi_0 = \text{الشحنة الكهربية خارج الخلية (الوسط)}$$

$$E = \text{جهد الغشاء الناقل (لليفولت)}$$

$$R = \text{ثابت الغاز}$$

$$T = \text{درجة الحرارة المطلقة}$$

$$F = \text{ثابت فراداى}$$

$$n = \text{تكافؤ الأيونات}$$

$$C_1 = \text{تركيز الكتيون (مولارىتى) داخل الخلية}$$

$$C_0 = \text{تركيز الكتيون (مولارىتى) خارج الخلية}$$

$$A_1 = \text{تركيز الأنيون (مولارىنى) داخل الخلية}$$

$$A_0 = \text{تركيز الأنيون (مولارىنى) خارج الخلية}$$

من هذه المعادلة يمكننا أن نرى أنه عندما تكون E أقل من الواحد تكون الخلية سالبة الشحنة حيث لا بد أن تكون $[C_0^+]/[C_1^+]$ أقل من الواحد . عند الاتزان فإننا نتوقع أن

الكتيونات تتراكم داخل عصير الخلية . وأيضاً تحت هذه الظروف التي عندها تكون E أقل من الواحد ، فإن $[A_i^+]/[A_o^-]$ لا بد أن تكون أقل من الواحد وأن تركيز الأنيون في خارج الخلية أعلى منه في داخل الخلية . والعبرة من هذه الملاحظات المبينة على أساس معادلة نرنست هي أن العصير الخلوي يمكن أن يحتوى على كتيونات متراكمة من تلك الموجودة في المحلول المغذى للبيضة بدون نقل نشط للكتيون . وبمعنى آخر أن الكتيونات لا تنتقل عند منحدر التدرج الكهروكيميائي . إلا أنه لو أن تركيز الكتيونات في الداخل يكون أعلى من ذلك المتوقع بمعادلة واتزان نرنست ، لذلك فإن جزءاً أو كل عملية التراكم تكون ضد منحدر التدرج الكهروكيميائي وتتميز عندئذ بالنقل النشط .

عملياً ، لتقدير النقل النشط أو النقل السلبي للأيونات ، فيقاس تركيز الأيونات في الداخل والخارج . كما يقاس أيضاً جهد الغشاء الناقل (E) . تركيزات الأيونات يعوض عنه في معادلة نرنست لنصل إلى حساب جهد الغشاء الناقل (E -calculated) أى قيمة E حسابياً) وتستخدم العلاقة التالية للتفريق بين هل هي عملية الامتصاص النشط أم الامتصاص السلبي .

$$D = (E - \text{measured} - (E - \text{calculated}))$$

$$D = (E - \text{المحسوبة}) - (E - \text{المقاسة})$$

لو كانت D (الفرق أو القوة الدافعة) قيمتها سالبة وكان الأيون كاتيون فإن الكتيون يتراكم بالنقل السلبي . والقيمة الموجبة تدل على أن الكتيون امتص بالعملية النشطة . ولو كانت قيمة D سالبة للأنيون فهذا يدل على الامتصاص النشط ، ولو كانت قيمة D موجبة للأنيون فهذا يدل على الامتصاص السالب . وفي النبات الكامل فإن الحالة لا تكون دائماً بالصورة القاطعة التي ذكرت هنا . ولتقدير العملية التي تشترك في تراكم الأنيون طبقاً لمعادلة نرنست فإن الخلايا (الأنسجة أو الأعضاء النباتية) لا بد أن تكون في حالة اتزان عندما تجرى القياسات . هذه الحالة غاية في الصعوبة عند التنفيذ . إلا أن جدول ٦ - ١ يعطى بعض الأرقام النظرية التي تعزز الطريقة المشروحة .

الخلايا النباتية المشحونة بشحنات سالبة تدل على أن امتصاص الأنيون يكون بالطريقة النشطة (ضد منحدر تدرج الجهد الكهربى) وأن انتقال الكتيونات يكون في الغالب بالطريقة السلبية . هذه الملاحظة لانتقال الكتيون تؤكد النقطة المذكورة سابقاً .

جدول ٦ - ١ : القيم النظرية توضح حساب تقدير إذا ما كانت الأيونات تتراكم طبقاً للنقل السلبي أم النقل النشط .

طريقة النقل	D	قيمة E المقاسة	قيمة E المحسوبة	الأيون
سلبي	-40	-80	-120	cation
نشط	+55	-175	-120	cation
نشط	-220	+100	-120	anion
سلبي	+20	-100	-120	anion

العوامل المؤثرة على امتصاص الملح Factors Affecting Salt Absorption

الأنشطة الفيزيائية والكيموحيوية biochemical للكائنات الحية معرضة للتأثيرات البيئية الخارجية والداخلية . ليس هناك استثناء في امتصاص الملح ، حيث أنه يسرع أو يبطئ أو يحفظ تحت ديناميكية الاتزان وذلك كله بواسطة العوامل المتغيرة دائماً . ولقد تعود العالم أن يقوم بدراسة تأثير كل عامل على حدة وذلك بضبط والتحكم في البيئة ثم يقوم بدراسة العامل المراد دراسته . وقد فعل العلماء ذلك في عملية امتصاص الملح ، ولدينا الآن الكثير من التصور عن سير هذه العملية تحت الظروف الطبيعية المتغيرة (وقد يكون هذا التصور غير كامل) . هذا وسوف نتناول بالشرح تأثيرات الحرارة ، pH ، الضوء ، والإجهاد الأوكسجيني ، وتأثير الفعل المتبادل والتمو على امتصاص الملح .

درجة الحرارة Temperature

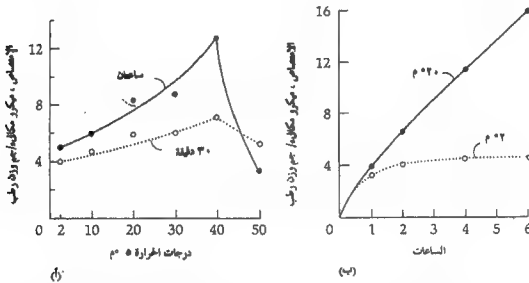
بصفة عامة تؤدي زيادة الحرارة إلى إسراع امتصاص الملح . إلا أن تأثير الحرارة على امتصاص الملح تُحصر في مدى ضيق نسبياً . وبالإضافة إلى إسراع امتصاص الملح ، فإن زيادة درجة الحرارة الأزهد من الحد الأقصى تمنع وتحدد بالكامل العملية (أنظر شكل ٦ - ١١) . ومن المحتمل أن حدوث التأثيرات المثبطة للحرارة العالية يرجع إلى الإخلال في طبيعة الإنزيمات أو في تمثيل وبناء بعض المكونات الأساسية اللازمة لامتصاص الملح .

تغيرات الحرارة تؤثر على كل من عمليات الامتصاص السلبي والامتصاص النشط . معدل الانتشار الحر على سبيل المثال يعتمد على الطاقة الحركية الذاتية للجزيئات والأيونات المنتشرة ، والتي بدورها تعتمد على درجة الحرارة . لذلك فإن تخفيض درجة

الحرارة سوف يبطئ أى عملية تعتمد على الانتشار الحر . وبالطبع فإن درجات الحرارة المنخفضة سوف تبطئ من التفاعلات الكيميائية الموجودة في النقل النشط .

تركيز أيون الأيدروجين Hydrogen Ion Concentration

ميسورية الأيونات في محلول التربة يتأثر بعمق بتركيز أيون الأيدروجين . تأين الألكتروليتات electrolytes أو أرقام التكافؤ للأيونات المختلفة الأنواع تتأثر بالتغير في الـ pH . على سبيل المثال ، أيونات الفسفات أحادية التكافؤ H_2PO_4^- هي صورة الفسفور الأكثر امتصاصاً بواسطة النباتات . إلا أنه عندما تقترب البيئة من الـ pH القلوى فإن الناتج الأول سوف يكون الفسفات ثنائية التكافؤ (HPO_4^{2-}) ثم يعقبه تكوين الفسفات ثلاثي التكافؤ (PO_4^{3-}) والأيون ثنائي التكافؤ شحيح الميسورية للنبات ، أما الثلاثي التكافؤ فهو غير ميسور كلية للنبات . وبالتالي فإن الأيون أحادي التكافؤ يمتص بسرعة عن ذلك الأيون الثنائي التكافؤ ، ويسرع من امتصاص الفسفات الـ pH الحامضي . وقد وجد روبرتسون Robertson (51) أنه طالما أن البورون يمتص على صورة الحامض الكامل H_3BO_3 أو كأيون H_2BO_3^- لذلك فلا بد أن يمتص أسرع عند انخفاض الـ pH . وعلى النقيض للملاحظات السابقة عن الأيونات فإن زيادة الـ pH سوف تحفز امتصاص الكتيونات .



شكل ٦ - ١١ : (أ) تأثير الحرارة على امتصاص أيونات البوتاسيوم بواسطة أنسجة أقرص الجذر المغسولة .
(ب) امتصاص أيونات البوتاسيوم بواسطة أنسجة أقرص الجذر المغسولة فوق فترة طويلة من الوقت .

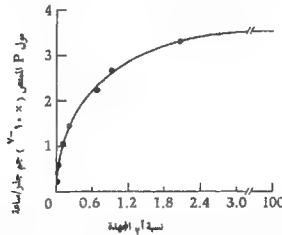
بينت العديد من التجارب تأثير قليل للـ pH كما قدر على النمو (SI) أما التأثيرات الواضحة للـ pH فهي تحدث غالباً عندما يُثبط ميسورية الأيون . لو أن تركيز الأيون على بدرجة كافية فإنه من الصعب أن يُرى نقص لهذا الأيون على النبات على المدى الفسيولوجي لقيم الـ pH . بالطبع عند قيم الـ pH الخارجة عن المدى الفسيولوجي فإن الأنسجة النباتية تتحطم وكذلك الحوامل وسوف يؤدي ذلك إلى تثبيط الامتصاص .

الضوء Light

تأثير الضوء على فتح وغلق الثغور وعلى التمثيل الضوئي تؤثر تأثيراً غير مباشر على الامتصاص . الثغور المفتوحة تزيد من التدفق الواسع للماء في الإنسياب التنحي وهذا بالتالي يؤثر على امتصاص الملح . والطاقة الناتجة من عملية التمثيل الضوئي تقدم الطاقة اللازمة لامتصاص الملح ، كما يعطي الأوكسجين ظروف محسنة للامتصاص النشط للأيونات .

الإجهاد الأوكسجيني Oxygen Tension

الطور النشط لامتصاص الملح يثبط بغياب الأوكسجين . في الحقيقة هذه الملاحظة هي التي أيدت بشدة النظريات المبكرة على النقل النشط . شكل ٦ - ١٢ يوضح التأثير الشديد للأوكسجين على امتصاص الفسفات .

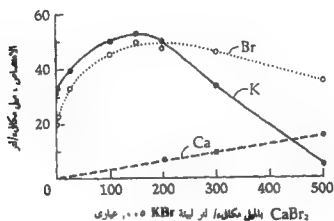


شكل ٦ - ١٢ : تأثير الأوكسجين على امتصاص الفسفات بواسطة جذور الشعير المستأصلة الموضوعة في محاليل فسفات (10^{-4} مول) عند pH ٤ .

عن : H.T. Hopkins. 1956. Plant physiol. 13: 155.

تأثير الفعل المتبادل Interaction Effect

ربما يتأثر امتصاص أيون ما بوجود أيون آخر . ففي دراسة على امتصاص (بروميد البوتاسيوم KBr بواسطة جذور الشعير المستأصلة ، وجد فيتس Viets (58) أن امتصاص البوتاسيوم يتأثر بوجود الكالسيوم ، والمغنسيوم ، وبكتيونات عديدة التكافؤ أخرى في البيئة الخارجية . وقد وجد فيتس تأثير مزدوج للكالسيوم على امتصاص كل من البوتاسيوم والبرومين . وقد وجد أن امتصاص البوتاسيوم والبرومين يكون أقل في غياب الكالسيوم ، ولكنها تقل بعد زيادة تركيز الكالسيوم فوق الحد الأعلى (أنظر شكل Overstreet Jacobson ٦ - ١٣) . وقد وجد أيضاً أفرستريت وجاكسون وهاندلى and Handley (46) هذا التأثير للكالسيوم . امتصاص المغنسيوم يتأثر أيضاً عكسياً في وجود الكالسيوم (45) .



شكل ٦ - ١٣ : تأثير الـ Ca على امتصاص الـ K و Br عند التركيزات المنخفضة من الـ Ca ، فإن امتصاص كل من الـ K و Br يزداد . وعندما يزداد تركيز الـ Ca فإن امتصاص الـ K و Br ينخفض .

عن : F.G. Viets, 1944. Plant Physiol. 19: 466.

وصف إيبستن وهاجن Epstein and Hagen (19) تبادل الفعل للعديد من الأيونات (K, Cs, Li, Rb and Na) كمنافسين لأماكن الربط على الحوامل . على سبيل المثال فقد وجدا أن كلاً من البوتاسيوم والروبيديوم والسييزيوم تتنافس مع بعضها البعض على الارتباط الدوري بالمواقع النشطة على الحوامل . وعلى النقيض فإن كلا من الليثيوم والصوديوم لا تتنافس وبالتالي لأن لهما أماكن ربط مختلفة . وقد وجد أخيراً أن الباريوم والكالسيوم والأسترونشيوم Strontium تتنافس مع بعضها البعض على الأماكن النشطة التي هي غير مشغولة بالامتصاص النشط للمغنسيوم (20) .

والتداخل وتبادل الفعل بين الأيونات يبدو أنه مرتبط أساساً بالقابلية والتخصص في مواقع الربط على الحوامل . فإذا كان هناك عدد كافى من هذه المواقع فلا يظهر أى تداخل أو تنافس ، والأيونات التى تتبادل فى الربط على هذه المواقع سوف تتمتع بالسرعة والكفاءة القصوى . وأيضاً إذا كانت مواقع الربط لأيون ما على التخصص لهذا الأيون ، فإن امتصاصه لا بد أن لا يتأثر بوجود أيونات أخرى .

النمو Growth

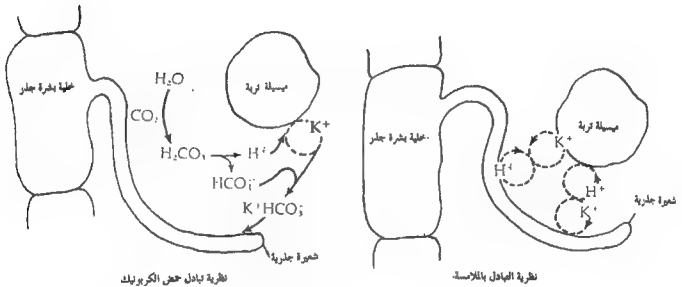
لفترة زمنية قصيرة فإنه من الممكن دراسة امتصاص الملح بواسطة أنسجة النبات بدون تدخل النمو . إلا أنه ، وعلى المدى الطويل من الزمن ، فإن امتصاص الملح يمكن أن يتأثر بشدة النمو . حيث أن نمو النسيج أو النبات ربما يزداد فى المساحة السطحية وعدد الخلايا وبناء أماكن ربط جديدة أو بناء حوامل جديدة ، تلك العوامل التى تحفز امتصاص الملح . زيادة حجم الماء الممتص بواسطة الخلية الناضجة ربما تخفف من تركيز الملح الداخلى وبالتالي يزداد نشاط الامتصاص .

وعندما نتناول نمو النبات الكامل بدلاً من الأنسجة ، لابد أن نأخذ فى الحسبان الأطوار المختلفة لنمو النبات وتأثيرها على امتصاص الملح . على سبيل المثال عندما يكبر الجذر فى العمر فإن المساحات السابقة فى الجذر التى كانت تشترك فى امتصاص الملح تصبح مسبنة بكثافة heavily suberized ولا تستطيع أن تمتص الملح . النمو الخضرى والنشاط الأيضى المصاحب لمرحلة النمو الخضرى يستوجب مطالب واحتياجات عالية من عديد من العناصر ، كما أن الزيادة فى المجموع الخضرى تؤدي إلى زيادة فى تحرك الماء ، والذى قد يؤثر على الامتصاص السلبي وانتقال الأملاح .

الامتصاص والانتقال Absorption and Translocation

كيف تنتقل الأملاح فى النبات ؟ ميسورية المغذيات فى التربة وفى الطور السائل للتربة قد شرحت فى نظريتين : « نظرية التبادل باللامسة » « contact exchange theory » ، ونظرية « تبادل حمض الكربونيك » « carbonic acid exchange theory » . وكلتا النظريتين قد دُفِع عنها وانتقدتا ولكنهما ما زالتا أفضل تفسير لميسورية الأملاح المعدنية للنبات فى التربة (أنظر شكل ٦ - ١٤) .

وطبقاً لصاحبي نظرية التبادل بالملازمة ، جيني وأوفرستريت (Jenny and Overstreet, 32, 33) فقد تتبادل الأيونات من عامل ادمصاصي إلى عامل ادمصاصي آخر (غروي الطين وغروي الجذر) دون مشاركة الألكتروليتات الحرة أى أن الأيون قد يدمص بواسطة جلور النبات دون أن يذوب أولاً في محلول التربة وقد فسر صاحبها هذه النظرية ذلك كنتيجة لإلتحام المسافات المتذبذبة المتلازمة للأيونات المدمصة . فالأيون مدمص ألكترولوساتايكي لحبيبة صلبة مثل جلور النبات أو ميسيلة الطين وليس بمسوكاً بإحكام تام وقوى جداً ولكنه يتذبذب في نطاق ضيق من الحجم الفراغي . لو أن هناك إدمصاصيان قريبين من بعضهما البعض بدرجة كافية فإن حجم التداخل لأيون ما مدمص على حبيبة ما يلتحم مع الحجم المذبذب لأيون مدمص آخر على حبيبة أخرى وقد يحدث التبادل بينهما (أنظر شكل ٦ - ١٤ - أ)



(ب)

شكل ٦ - ١٤ : نظريتا التبادل بالملازمة ، وتبادل حمض الكربونيك . الهيدروجين من الجذر يتبادل مع K^+ على سطح ميسيلة الطين . تبادل حمض الكربونيك يشمل تكوين حمض الكربونيك من CO_2 . ويحل حمض الكربونيك حيث يدمص أيون H^+ إلى سطح ميسيلة التربة ويحل محله K^+ والذي يمكن أن يدمص إلى خلايا الجذر .

يلعب محلول التربة دوراً هاماً في نظرية تبادل حمض الكربونيك حيث يمد البيئة بتبادل الأيونات بين الجذر وميسيليات الطين . وطبقاً لهذه النظرية فإن CO_2 التنفس ينطلق بواسطة الجذر ، ويكون حمض الكربونيك (H_2CO_3) بملازمة محلول التربة . وفي محلول التربة يتفكك حامض الكربونيك ليكون كتيون (H^+) والأنيون (HCO_3^-) .

وينتشر أيون الهيدروجين إلى ميسيليات الطون حيث يمكن أن يتبادل مع الكتيونات المدمصة على أسطح الطون . والكتيونات المدمصة أصلاً على أسطح الطون تنطلق إلى محلول التربة ، وهنا تكون حرة للإنتشار على سطح الجذر حيث يمكن أن تمتص بالتبادل مع H^+ أو كزوج من الأيونات مع البيكربونات (أنظر شكل ٦ - ١٤ ب)

والامتصاص الفعلي للأملاح بواسطة الجذور هو كل من السلبي والنشط . فتتحرك الأملاح داخل الفراغات الحرة الظاهرية هو تحرك سلبي والذي يرجع إلى الانتشار الحر للأيونات . وهناك بعض الخلط في أي مساحة من الخلية تشغل بالفراغات الظاهرية الحرة . بعض الباحثين ، مثل ليفيت (38) Levitt حصر وجودها في جدر الخلايا ، أما البعض الآخر فقد اقترح أن جزءاً من السيتوبلازم يمكن أيضاً أن يشمل على فراغات ظاهرة حرة . الفراغات الداخلية حيث تتراكم الأملاح إلى تركيزات عالية عن تلك الموجودة في الوسط الخارجي ، فيعتقد أنه يشمل جزء من السيتوبلازم والفجوة . ويأخذ ما سبق في الاعتبار ، فلا بد أن نقدر كيف يتحرك الملح الممتص من السطح الخارجي للجذر عبر القشرة ثم إلى داخل تجويف الخلايا الميتة الموصلة في العمود الوعائي .

والأيونات الممتصة يعتقد أنها تتحرك بحرية نوعاً في الجذر حتى الأنودورمز (البشرية الداخلية للجذر) حيث أن اختراقها أبعد من ذلك قد يعاق بواسطة شريط كاسبيري Casparian Strip . وحساب حجم الفراغات الظاهرية الحرة بواسطة بتلر (11) Butler وإيستين (17) Epstein قد أيد الرأي بأن الطاقة الأيضية لا تلزم للأملاح المعدنية لكي تصل إلى الأنودورمز .

ربما تتحرك الأيونات المنتشرة نسبياً بغير إعاقة خلال جدر الخلايا الميتة (النظام الميت apoplast) والنظام الحي symplast للبلازمودزوماتا (خيوط السيتوبلازم التي تعبر من خلية إلى أخرى) . وفي هذا الخصوص فإن جميع السيتوبلازم لخلايا القشرة يمكن أن يرتبط من خلال البلازمودزوماتا ، وهذه التراكيب تقدم طريق ممتاز لتحرك الملح .

ولتوضيح كيفية انتقال الأملاح عبر الأنودورمز ثم تحركه إلى تجويف الأوعية الخشبية حيث تتراكم ضد منحدر تدرج التركيز تعتبر مشكلة محيرة لعدد من السنين . وكما هو الحال في تراكم الأملاح في الفجوات الخلوية الذي يعتبر عملية نشطة فإنه أيضاً تستخدم الطاقة الأيضية في تراكم الأملاح في أوعية الخشب . فخلايا الأنودورمز تمثل حاجزاً

للإنتشار السليبي للأيونات ، ويعتقد أن شريط كاسبرى يمثل الصورة المتحركة في هذا الشأن (أنظر شكل ٦ - ١٥) . وبسبب هذا الشريط فالمواد الموجودة في المحلول لا يمكنها العبور لا بين الجدر أو خلال جدر خلايا الأندودرمز . ولا تستطيع أن تمر بين البروتوبلازم والجدار وذلك بسبب التماسك القوى للبروتوبلاست إلى شريط كاسبرى ، وبالتالي فالطريق الوحيد الصالح هو خلال البروتوبلاست .

لقد اقترح العلماء نظريات مختلفة لشرح مرور الأملاح عبر الأندودرمز ثم إلى الخشب . وأكثر تلك النظريات قبولاً هي المؤسسة على فرض وجود منحدر متدرج لنقص O_2 وزيادة CO_2 من القشرة إلى الأسطوانة الوعائية (15) . والخلايا الحية التي تتوسط بين أوعية الخشب لا بد بالتالى أن تحتوى على مستوى منخفض من النشاط الأيضى . ولما كانت الطاقة لازمة لتراكم الملح ضد منحدر تدرج التركيز لمستك هذا الملح ، فهذه الخلايا الداخلية على النقيض من خلايا القشرة تحبذ فقد الأملاح . وعلى ذلك فإن العملية تكمن في أن الحامل يعمل من القشرة في اتجاه الاسطوانة الوعائية (14) . ولأن الإنتشار العكسى خلال شريط كاسبرى غير المنفذ يكون مستحيلاً فيكون هناك فقد في اتجاه واحد للملح إلى فراغ الأوعية الخشبية .

دورة الأملاح Circulation of Salts

تنتقل الأملاح المتراكمة في أوعية خشب الجدر إلى المجموع الخضرى فتتوزع ويعاد توزيعها خلال النبات كله . على سبيل المثال ، الأملاح المعدنية التى وصلت إلى الأوراق يمكن أن تسحب منها قبل تساقط الأوراق ويمكن أن تنتقل إلى أجزاء النبات الأخرى (إلى أماكن التكاثر أو إلى الأوراق الأصغر عمراً) . كما أن هناك أيضاً إعادة توزيع عام للعناصر ذات التحرك العالى في النبات .

وبصفة عامة فإن توزيع العناصر يأخذ طريقه خلال الأنسجة الوعائية . ولتحديد أى من النسيج الوعائى تمر خلاله الأملاح من مكان لآخر في النبات قد مثل صعوبة كبيرة أمام علماء فسيولوجيا النبات قبل اكتشاف العناصر المشعة . فمنذ اكتشاف العناصر المشعة اكتشف العلماء طرق عديدة مختلفة لانتقال الأملاح . سوف نشرح تحرك الأملاح في الخشب ، وفي اللحاء وجانبياً بين هذين النسيجين والخارجة من الورق .



شكل ٦ - ١٥ : خلايا الأندودرمز مع شريط كاسيرى ، الشريط المتكون من مواد ملجونة ومسيرة ،
 المختصرات هي : (CS) شريط كاسيرى (PM) الغشاء البلازمى ، (T) الغشاء البلازمى الداخلى (الفجوى) (V)
 الفجوة، قوة التكبير $\times 95200$.

عن : Biophoto Associates. Dr. Myron C. Ledbetter. Brookhaven National laboratory.

انتقال الأملاح في الخشب Translocation of salts in xylem

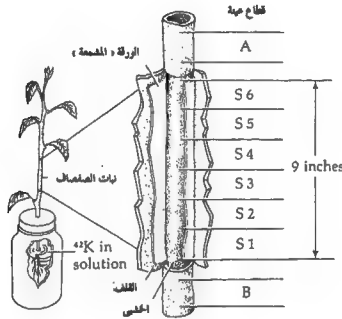
بسبب الملاحظات والبراهين التي تجمعت خلال الثلاثين عاماً الماضية فلا يوجد أدنى شك في أن الملح المتراكم في خشب الجذر يحمل إلى أعلى مع تيار النتج . وتحرك الأملاح إلى أعلى في أنسجة الخشب قد أثبت بطرق مختلفة . تجارب التحليل ringing experiments التي أجراها العديد من الباحثين (12, 44, 48) قد أوضحت أن انتقال الأملاح إلى أعلى لا يمتنع بإزالة نسيج اللحاء . وكميات كبيرة نسبياً من الأملاح الذائبة قد وجدت في عصارة الخشب بالتحليل المباشر . وإذا ما حملت الأملاح عبر تيار النتج فلا بد أن نلاحظ زيادة في امتصاص الملح مع زيادة معدل النتج . فقد لاحظ ذلك كل من أرنون وإستوت وسيبوز Arnon, Stout, and Sipos^(١) على نباتات الطماطم . فقد وجدوا أن الفسفات ذات النشاط الإشعاعي تتحرك إلى أعلى في اتجاه قمة نبات الطماطم أكثر سرعة تحت الظروف المشجعة للنتج السريع (مثل الأشعة الساطعة) عنه تحت الظروف غير المشجعة . وجد ستكليفت Sutcliffe (57) أنه لو بُطِئ نتج الورقة بواسطة تغطية الورقة بكيس من البولي إيثيلين فإن انتقال الأملاح المعدنية إلى تلك الورقة يقل بدرجة ملحوظة .

وباستخدام العناصر المشعة ، فقد حصل كل من إستوت وهوجلاند (56) Stout and Hoagland على ملاحظات « كلاسيكية » أن طريق الانتقال إلى أعلى للأملاح هو أنسجة الخشب . فقد فصلا بعناية القلف والخشب بامتداد ٩ بوصات في طول ساق الصفصاف^(١) willow ثم وضعها (حشراً) شريط من الورق المدهون شمع بين الخشب والقلف ، ولم تنقطع استمرارية نسيج القلف والخشب وترك النبات سليماً ، ثم سمحا لنبات الصفصاف بامتصاص البوتاسيوم المشع لمدة خمس ساعات ثم بعد ذلك حللا قطاعات للمساحات المعاملة وأجزاء سليمة من الساق للبوتاسيوم المشع .

والبيانات الموضحة في شكل ٦-١٦ وجدول ٦-٢ تظهر بوضوح أن البوتاسيوم انتقل إلى أعلى في نسيج الخشب . والتحليل الكيميائي لقطاعات فوق وتحت المساحة المشقوقة تفيد أن تغيراً جانبياً للبوتاسيوم بين اللحاء والخشب يأخذ طريقه بسرعة إلا أن انتقال البوتاسيوم إلى أعلى أو إلى أسفل قد تعطل . ولو افترضنا أن شريط الورقة « المشبعة » المحشورة بين القلف والخشب هو غير منفذ كلية للبوتاسيوم المعلم المحمول على طول النبات مع تيار النتج ، فحينئذ يجب أن نفترض أن بعض النقل قد

(١) من أشجار العائلة الصفصافية Salicaceae واسم الجنس العلمي Salix .

حدث في نسيج اللحاء (إلا أنه بكميات دقيقة جداً) هذا الافتراض بني على أساس اكتشاف كميات صغيرة من النشاط الإشعاعي في القلف على طول مساحة الشق . لقد بينت تجربة إستوت وهوجلاند أن انتقال الأيونات لأعلى يحدث عادة في نسيج الخشب وهناك تغير داخلي جانبي بين الخشب والكمبيوم واللحاء يحدث بسرعة . وهذا التغير الجانبي الداخلي بين النسيج الوعائي في اتجاه الكمبيوم قد لوحظ في نباتات القطن والفاصوليا (42, 6)



شكل ٦ - ١٦ : طريقة إيجاد الانتقال إلى أعلى والانتقال الجانبي للأملاح . فقد فصل قلف نبات الصمغ عن الخشب باستخدام ورقة « مشمعة » . وقد ترك كل من القلف والخشب متلاصقين . وقد سمح للصمغ بامتصاص ^{42}K - وقد حلتل مساحات كاملة للبروتاسيوم المشع . S = عينة .

الانتقال الجانبي للأملاح : Lateral translocation of salts

قد لاحظنا من تجارب إستوت وهوجلاند بأنه بالإضافة إلى انتقال الأملاح إلى أعلى ، يوجد أيضاً تحرك جانبي بين الأنسجة الوعائية . وبصفة عامة فنسيج الخشب يكون منفصلاً عن اللحاء بواسطة طبقة من الخلايا الحية والتي تكون النسيج الكمبيومي Cambial tissue . وربما ينظم نسيج الكمبيوم إلى حد ما كمية الملح المحمولة خلال تيار النتج . ولو أن حركة الأملاح إلى أعلى لا تنظم بطريقة ما ، فإن مساحات معينة من النبات لا تُمد بالملح . والكمبيوم مهيباً بطريقة ما لدرجة أنه يستطيع أيضاً وفيزيقياً أن

ينظم تحرك الملح إلى أعلى وإلى الجانب وإلى أسفل وقد اقترح بيدلف Biddulph (4) أن التراكم النشط للملح بواسطة خلايا الكميوم ربما تعمل كإعانة ضد أى تميز في دفع الملح إلى أعلى مع تيار النتج .

ونسيج الكميوم قد يميز بين الأملاح المعدنية المحمولة مع تيار النتج . فمثلاً إذا وجد عنصر معين بتركيز عالى في اللحاء ، فينشأ توازن بين اللحاء والكميوم ويتدخل في مرور هذا العنصر في تيار النتج ومن المحتمل إهماله (4) . إلا أنه لو أن هذا العنصر يوجد بتركيز منخفض في اللحاء فإن التراكم النشط لهذا العنصر وانتقاله الجانبي إلى اللحاء لا بد أن يحفز .

جدول ٦ - ٢ : نتائج التجربة المشرحة في شكل ٦ - ١٦ .

Source: From P. R. Stout and D.R. Hoagland. 1939. Upward and lateral movement of salt in certain plants as indicated by radioactive isotopes of potassium, sodium and phosphorus absorbed by roots. Am.J. Bot.26:320.

القطاع	الفرع الملقوق		الفرع غير الملقوق	
	^{42}K في القلب (ppm)	^{42}K في الخشب (ppm)	^{42}K في القلب (ppm)	^{42}K في الخشب (ppm)
SA	53.0	47	٦4	56
S6	11.6	119		
S5	0.9	122		
S4	0.7	112		69
S3	0.3	98	87	
S2	0.3	108		
S1	20.0	113		
SB	84.0	58		67

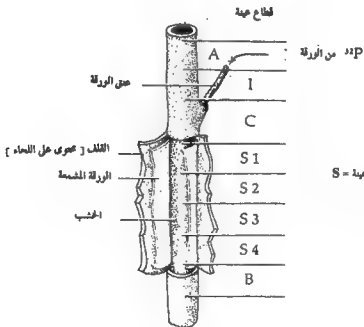
Sample = S - جزء C (ppm) = جزء في المليون

: انتقال الأملاح في اللحاء في Translocation of salts in phloem

التحرك الابتدائي للأملاح في الاتجاه إلى أعلى يحدث في نسيج الخشب . إلا أنه بالرجوع إلى عام ١٩٣٥ أوضح كورتس Curtis (16) أن تحرك الأملاح المعدنية إلى أعلى ربما يحدث في اللحاء . فقد أوضح كورتس أن نمو قمة الساق يتعرقل لو أزيلت حلقة مرتفعة نسبياً من القلف على الساق . هذه التجربة تبدو أنها تؤيد الرأى القائل أن انتقال

الأملاح إلى أعلى يحدث أيضاً في نسيج اللحاء . إلا أنه بسبب الوضع المرتفع للحلقة على الساق في تجربة كورتس ، فإننا لا بد أن نرجح أن التأثير الأصلي على نمو قمة الساق كان بسبب تعطل حركة الأملاح السفلية الخارجة من الأوراق وجعلها تتحرك إلى أعلى في اللحاء وليس بسبب امتصاص الجذر للأملاح . هذا الافتراض مؤسس على الملاحظة العامة أن تحليق الساق بالقرب من مستوى الجذر ليس له تأثير على التغذية الملحية .

أوضحت الدراسات التي استخدمت فيها العناصر المشعة تحرك الأملاح إلى أسفل خلال اللحاء . وتحرك الأملاح الخارج من الورقة بين أن الأملاح تدخل إلى الوعاء الرئيسي متدفقة من مصادر الأوراق وتتحرك أولاً في الاتجاه إلى أسفل في نسيج اللحاء (2,42) . شكل ٦ - ١٧ وجدول ٦ - ٣ يوضحان البيانات على تحرك الأملاح في نسيج اللحاء . ولتأكيد وتعزيد الملاحظات الأولى لكورتس Curtis ، فقد أوضحت التجربة أيضاً حركة الأملاح في الاتجاه العلوى . جدول ٦ - ٣ يوضح أيضاً وبوضوح كامل أن الانتقال الجانبي بين الأنسجة الوعائية يحدث حيث أن كلاً من اللحاء والخشب



شكل ٦ - ١٧ : طريقة تتبع حركة ^{32}P إلى أسفل . القلب الذى يقع مباشرة أسفل عنق الورقة لنبات القطن قد فصل عن الخشب بواسطة شريط ورقة مشعّة ، وقد ترك كل من القلب والخشب متصلين . حقن الفسفور (^{32}P) إلى نصل الورقة التي تقع فوق المنطقة المفصولة مباشرة من الساق - بعد ساعة تم تحليل قطاعات للكشف عن ^{32}P . أنظر النتائج في جدول ٦ - ٣ .

جدول ٦ - ٣ : نتائج التجربة التي شرحنا في شكل ٦ - ١٧ ، كمية ^{32}P التي قدرت في كل قطاع بالمجرام .

Source: From O. Eddialah and J. Markie, 1944. Translocation of radiophosphorus in the phloem of the cotton plant. Am. J. Bot. 31:65.

النوع	التيارات الصاعدة		التيارات الصاعدة	
	التيار	النسبة	النسبة	النسبة
A		1.11		
I	0.485		0.100	0.444
C		0.610		
S1	0.554		0.064	0.160
S2	0.332		0.004	0.103
S3	0.592		0.000	0.055
S4	0.228		0.004	0.026
B		0.653		0.152

غير منفصلين . كلاً من النسيجين يشتركان في نقل الأملاح المعدنية إلى أعلى والتي تتحرك من الورقة .

ويبدو من ذلك حدوث حركة ثنائية الجوانب للأملاح في نسيج اللحاء والتي يعتقد أنها حركة تلقائية في كلا الجانبين في نفس الأنابيب الغربالية . إلا أن كرافتس (14) Crafts قد اقترح أن تحرك المواد المذابة (غير عضوية وعضوية) الخارجة من الورقة ربما تحدث في قناتين مختلفتين من اللحاء ، إحداها في اتجاه القمة والأخرى في اتجاه القاعدة من النبات . والدلائل على التحرك الثنائي في نفس القنوات أو التحرك الثنائي في قنوات منفصلة موجودة إلا أنه من الصعب الآن الحكم على صحة إحدى هاتين النظريتين .

تحرك الأملاح الخارجة من الأوراق Outward movement of Salts from leaves

في دراسات على التغذية المعدنية للأوراق للنباتات متساقطة الأوراق قد تبين أنه قبل تساقط الأوراق مباشرة يحدث تحرك للعناصر المغذية خارج الأوراق ، ومن بين هذه العناصر التي تتحرك خارجة من الأوراق النتروجين ، والبوتاسيوم ، والفسفور ، والكبريت ، والكلورين ، وتحت ظروف خاصة يتحرك أيضاً الحديد والمغنسيوم . أما تلك التي تبقى في الأوراق فإنها تتضمن الكالسيوم ، والبورون والمنجنيز والسيليكون

(4) . وانسحاب العناصر المغذية من الأوراق يحدث أساساً ، عن طريق نسيج اللحاء . (أنظر شكل ٦ - ١٧ وجدول ٦ - ٣) .

ودراسة تحرك الفسفور المشع الذى أعطى للأوراق بمستويات مختلفة قد أوضح أن الفسفور من هذه الأوراق القريبة من المجموع الجذرى يتحرك فى الغالب إلى أسفل إلى الجذر ، بينما الفسفور الذى يخرج من الأوراق الطرفية على النبات يتحرك فى الغالب إلى أعلى فى اتجاه قمة النبات (4,5) . وتحرك الأملاح المعدنية الخارجة من الأوراق الصغيرة النشطة التى ما زالت فى مراحل النمو النشط فى الغالب غير موجود ، وهذه الصفة تتناقض كلما تقدمت الورقة نحو النضج . والأوراق الأصغر عمراً غالباً ما تسحب المغذيات المعدنية من الأوراق الأكبر . وهذه الظاهرة أكثر ملاحظة عندما يكون هناك نقص فى العناصر مثل النتروجين والفسفور السريعى التحرك فى النبات حيث تظهر أعراض النقص أولاً على الأوراق السفلى .

الدوران وإعادة الاستخدام Circulation and Reutilization

الدراسة المبكرة التى قام بها مازون وماسكل Mason and Maskell (43, 44) قد اقترحت أن العناصر تؤخذ فى تيار النتج حيث يتم تصديرها إلى الأوراق . أما الكميات الزائدة عن حاجة تلك الأوراق فيعاد توزيعها إلى أسفل عن طريق اللحاء . والأملاح المعدنية يمكنها أن تنتقل جانباً إلى نسيج الخشب حيث قد تنتقل إلى أعلى مرة أخرى . فعناصر مثل النتروجين والبوتاسيوم والفسفور تتحرك سريعاً فى هذه الدائرة . يصعد الكالسيوم فى الساق ولكنه لا يوجد فى اللحاء .

وجد بيدلف Biddulph وزملاؤه (3,5) أن الفسفور عنصر متحرك بشدة فى النبات وقد اقترحوا احتمال وجود التحرك الدائرى المستمر . وذرة الفسفور على سبيل المثال ، ربما تعمل دورات متعددة كاملة فى النبات فى اليوم الواحد (4) . ويظهر أن تحرك الفسفور أساسى لمو النبات . فالفسفور ضرورى خاصة فى تلك الدورات الأيضية مثل التمثيل الضوئى وتكوين النشا والجليكوليزس (التحول الجليكولى glycolysis) وتكوين الدهون والبروتينات وهكذا . وعلى ذلك فإن الفسفور ضرورى وأساسى فى قواعد متعددة فى النبات حيثما تحدث إحدى هذه العمليات . وقد اقترح بيدلف Biddulph (4) وجود بركة "pool" من الفسفور فى صورة تحت الاستخدام خلال النبات كله بتركيزات نسبية متجانسة .

والكبريت عنصر متحرك في النباتات ولكن بسبب إدخاله السريع في المركبات الأيضية عقب امتصاصه مباشرة وعلى ذلك فإنه لا يدور في النبات مثل الفسفور وعندما تمتص جذور الفاصوليا الكبريت المشع فإنه ينتقل بسرعة إلى أعلى في نسيج الخشب إلى الأوراق . وفي خلال ٢٤ ساعة فإن معظم الكبريت المعلم يوجد في الأوراق الأصغر عمراً ، كما أن الأوراق الأكبر عمراً والأكثر نضجاً قد تفقد محتواها من الكبريت الذي يتحرك منها إلى الأوراق المستمرة في نموها الحديثة (5) . ولما كان الكبريت يعتبر إحدى مكونات البروتينات وبناء البروتين يحدث بمعدل أعلى في الأوراق الأصغر عمراً الأكثر نشاطاً وذلك بالمقارنة بالأوراق الأكبر عمراً ، فإننا يمكن أن نرجح أن التحرك إلى الأوراق الأحدث عمراً ومسك الكبريت بالمركبات الأيضية عند هذه المواقع يكون محتلاً جداً . وقد اقترح أن الكبريت يعمل دورة كاملة قبل أن يمسك بالمركبات الأيضية (4) . وعلى ذلك فإن الكبريت متحرك في النبات ولكنه يمنع من التحرك بسرعة بالتفاعلات الأيضية . عندما يمتص الكلسيوم المشع بواسطة جذور الفاصوليا فإنه يحمل عن طريق تيار النتج إلى مختلف أجزاء النبات . إلا أن الكلسيوم غير متحرك في اللحاء ، وبمجرد دفعه بواسطة تيار النتج فإنه يظل ساكن (5) .

وتحرك الحديد قد درس بواسطة ريدسكى وبيدلف (1, 49) Rediske and Biddulph في نباتات الفاصوليا الحمراء حيث أنه يظهر أنه يعتمد أولاً على تركيز الحديد في أنسجة النبات وثانياً على ميسورية الفسفور ودرجة pH البيئة المغذية . عندما يكون تركيز الحديد منخفض في أنسجة النبات فإن تحرك الحديد المحقون في اللحاء يكون مرتفعاً ، ويقل هذا التحرك بزيادة تركيز الحديد في الأنسجة . درجة pH ٤ في المحلول المغذى تعطي تحرك عالي للحديد . ويقل هذا التحرك عندما يزداد الـ pH إلى ٧ . وقلة المحتوى الفسفوري في المحلول المغذى تحفز تحرك الحديد . والتركيزات العالية من الفسفور في أنسجة النبات تعيد الحديد غير المتحرك في عروق الورقة .

في مناقشتنا عن دورانية العناصر المعدنية في النبات ، فقد لمسنا أربع اتجاهات للحركة إلى أعلى وإلى أسفل جانبياً وخارجياً . وحركة الأملاح إلى أعلى تحدث أساساً في نسيج الخشب ، إلا أن بعض التحرك إلى أعلى يمكن أن يحدث أيضاً في اللحاء . والتحرك إلى أسفل للعناصر المعدنية يأخذ طريقه في نسيج اللحاء حيث يحدث أيضاً التحرك إلى أعلى . تحرك الأملاح في نسيج اللحاء يمكن أن يقال عنه أنه ثنائي الاتجاه . والتحرك الجانبي يحدث بين الخشب واللحاء ويظهر أن هذا التحرك يحدث بمساعدة الكمبيوم .

وتتحرك الأملاح من داخل الأوراق شائع الحدوث خاصة قبل التساقط مباشرة وتحديث في نسيج اللحاء .

وبملاحظة ما سبق ومع اعتبارنا للدلائل المؤيدة لاتجاهات النقل في النبات فيمكن أن نؤكد على أن دورات العناصر المعدنية هي ظاهرة عامة في النبات وهي ظاهرة حقيقية ومؤيدة بالمستندات التجريبية .

أسئلة

- ١ - ٦ أذكر الصور العديدة للإنتشار السليبي الذى يأخذ طريقه فى النبات . هل الإنتشار السليبي يؤثر تأثيراً هاماً فى تراكم الأيونات فى النباتات ؟ إشرح إجابتك .
- ٢ - ٦ عرف المصطلحات التالية : الامتصاص النشط ، الفراغات الخارجية ، الفراغات الحرة الظاهرية - معقد الحامل والأيون .
- ٣ - ٦ إشرح بالتفصيل النموذج « الموديل » العام لفكرة الحامل . وما أهمية تنشيط الحامل ؟
- ٤ - ٦ إشرح الملاحظات التجريبية التى تؤكد فكرة الحامل والأيون .
- ٥ - ٦ إشرح نموذجين « مودلين » تاريخيين لمحاولة شرح الامتصاص النشط للأيون .
- ٦ - ٦ إشرح وبين أهمية معادلة نرنست .
- ٧ - ٦ أذكر خمس عوامل هامة رئيسية تؤثر على امتصاص الملح . إشرح التأثير الرئيسى الغمطل لكل عامل على امتصاص الملح .
- ٨ - ٦ أين يوجد شريط كاسبرى فى الجذر ؟ وكيف يعمل فى امتصاص الأيونات والماء ؟
- ٩ - ٦ إشرح الطريقة التى تمكن بها العلماء من تتبع مسار العناصر (البوتاسيوم على سبيل المثال) خلال النبات .
- ١٠ - ٦ هل تتغلل العناصر خلال اللحاء بالإضافة إلى الخشب ؟ ما الذى يعنى بدوران الملح المعدنى فى النبات ؟
- ١١ - ٦ اقترح السبب الرئيسى عن سبب أن عنصراً ما يمكن أن يكون عالى التحرك فى النبات والآخر لا يكون . وهل التحرك للأيون ما يعتمد على النبات أم على الأيون نفسه ؟

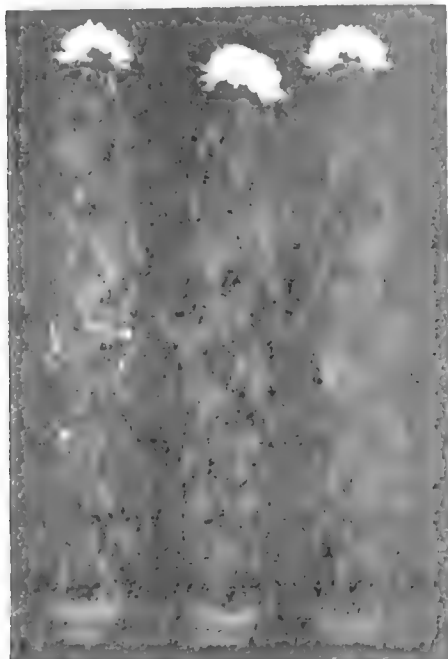
قراءات مقترحة

- Baldwin, J.P. 1975. A quantitative analysis of the factors affecting plant nutrient uptake for some soils. *J. Soil Sci.* 26:195-206.
- Carson, E.W., ed. 1974. *The Plant Root and Its Environment*. Charlottesville: University Press of Virginia.
- Clarkson, D.T., and J.B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:239-298.
- Higinbotham, N. 1973. Electropotentials of plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24:25-46.
- Hodges, T.K. 1973. Ion absorption by plant roots. *Adv. Agron.* 25:163-207.
- Lüttge, U., and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.
- Mengel, K., and E.A. Kirkby. 1978. *Principles of Plant Nutrition*. Int. Potash Inst., eds. Bern: Der Bund.
- Russell, R.S. 1977. *Root Function and the Soil*. New York: McGraw-Hill.
- Torrey, J.G., and D.T. Clarkson, eds. 1975. *Development and Function of Roots*. New York: Academic Press.
- Zimmerman, U., and J. Dainty. 1974. *Membrane Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.



وظائف العناصر المعدنية الأساسية وأعراض نقصها

Functions of Essential Mineral Elements and Symptoms of Mineral Deficiency



نبات الأرولة ، الكريزنتيم (chrysanthemum) المأوى في بيئة صناعية . على اليسار نبات أعطي محلول كامل
التغذية عدا البوتاسيوم . وعلى اليمين نبات أعطي محلول كامل التغذية عدا في ذلك البوتاسيوم

E. J. Holcomb, The Pennsylvania State University .

مهداه من:



تناولنا بالشرح في الفصلين السابقين وجود وسهولة وإمتصاص وانتقال العناصر المعدنية الأساسية ، وقد تجنبنا ذكر الدور الذى تلعبه في نمو وتكشف النبات ولم يتطرق الحديث أيضاً عن أعراض نقص تلك العناصر . ولما كانت أعراض النقص ما هى إلا نتيجة تثبيط وظيفة أساسية ناشئة عن نقص عنصر أساسى لازم لهذه الوظيفة ، لذلك فسوف نتناول بالشرح هاتين النقطتين للمغذيات المعدنية في هذا الفصل .

النتروجين Nitrogen

وظيفة النتروجين Function of Nitrogen

يدخل النتروجين في تركيب جزئى البروتين . بالإضافة إلى ذلك فإن النتروجين يدخل في تركيب تلك الجزيئات الهامة مثل البيورينات Purines والبيريميدينات Pyrimidins والبورفيرينات Porphyrins والمرافقات الإنزيمية Coenzymes . توجد البيورينات والبيريميدينات في الأحماض النووية RNA و DNA الأساسية لتثثيل البروتين ، وتوجد البورفيرينات في تلك المركبات الأيضية الهامة مثل صبغة الكلوروفيل والستوكرومات الأساسية لعملية التمثيل الضوئى والتنفس . أما المرافقات الإنزيمية فهى أساسية لوظائف العديد من الإنزيمات أما المركبات الأخرى المحتوية على النتروجين في النبات « مثل بعض الفيتامينات » ، مثل تلك المركبات سوف نتناولها بالشرح في العمليات الأيضية ونمو النبات ، وسوف نعطيها أهمية خاصة في الفصل التالى .

أعراض نقص النتروجين Nitrogen Deficiency Symptoms

يعتبر إصفرار الأوراق « الشحوب الأخضر » من أكثر أعراض نقص النتروجين سهولة في الملاحظة ، ويرجع ذلك إلى فقد الكلوروفيل ، وتظهر تلك الأعراض أولاً على الأوراق النامية النمو ، ثم يمتد ذلك إلى الأوراق العلوية الأحدث عمراً والأنشط نمواً . ويرجع ذلك إلى قدرة النتروجين الفائقة للتحرك داخل النبات ، فالأوراق الأحدث عمراً تحتفظ بما تحتويه من نتروجين بالإضافة على ما تحصل عليه من هذا العنصر من الأوراق الأكبر عمراً . تحت ظروف نقص النتروجين الشديد فإن الأوراق السفلية سوف تجف وتصفّر وفي حالات متعددة سوف تتساقط وذلك لنباتات مثل الدخان والفاصوليا . وتحت تلك الظروف ، فإن الأوراق العلوية تصبح شاحبة الخضرة بوجه عام .

ومن العلامات المميزة لنقص النتروجين في بعض النباتات إنتاج صبغات خلاف الكلوروفيل . على سبيل المثال في نبات الطماطم يمكن ملاحظة لوناً إرجوانياً لأعناق الأوراق وعروقها والذي يرجع إلى تكوين الأنثوثيانين anthocyanin ، كما يمكن ملاحظة تلك الظاهرة على سيقان العديد من النباتات .

لو أمدت النباتات بتركيز على من النتروجين فيكون لديها ميل إلى زيادة عدد خلايا الأوراق وحجمها مصحوباً بزيادة في إنتاج الأوراق (51-57) ، ويمكننا الإستنتاج من الملاحظات السابقة ومن الحقيقة في أن النتروجين مكون أساسي للبروتين ، فإن مستوى النتروجين المنخفض لابد أن يسبب نقص في تمثيل البروتين وبالتالي يسبب نقص في حجم الخلية وضعف وقلة إنقسامها ، فقد لاحظ لوتمان (46) Lutman نقص حجم خلية بشرة ورقة الدخن Millet والحنطة السوداء Buckwheat .

الفوسفور Phosphorus

وظيفة الفوسفور Function of Phosphorus

يوجد الفوسفور في النبات كمكون للأحماض النووية ، والفسفوليبيدات ، والمرافقات الإنزيمية NADP,NAD وكمكون غاية في الأهمية للـ ATP ومركبات أخرى عالية الطاقة . وبالطبع يوجد الفوسفور في مركبات أخرى عديدة داخل النبات ولكن تلك التي ذكرت أكثرها أهمية . يوجد الفوسفور بتركيز على في المناطق المرستيمية للنباتات ذات النشاط النمو العالى حيث يدخل في تخليق البروتينات النووية . فعلى سبيل المثال لايدخل فقط كمكون لجزيئات البروتينات النووية ولكنه أيضاً يشترك خلال الـ ATP في تنشيط الأحماض الأمينية لتمثيل الجزء البروتيني لمثل هذه المركبات . تكون الفسفوليبيدات بجانب البروتين الأغشية الخلوية . تعتبر المرافقات الإنزيمية NADP,NAD هامة في تفاعلات « الأكسدة- الإختزال » وغيرها ينتقل الهيدروجين . وهذه العمليات النباتية الهامة مثل التمثيل الضوئي والتنفس وتمثيل النتروجين وتمثيل الكربوهيدرات وتمثيل الأحماض الدهنية قليل من كثير التي تعتمد على تفاعل تلك المرافقات الإنزيمية . وقد تناولنا في مكان آخر من هذا الكتاب الدور الذي يلعبه الـ ATP كمركب ناقل للطاقة . أبعد ذلك نتساءل عن أساسية الفوسفور للنبات ؟!

أعراض نقص الفسفور Phosphorus Deficiency Symptoms

العديد من أعراض نقص الفسفور تتداخل مع أعراض نقص النتروجين ، لذلك فإن أعراض نقص الفسفور ليست ثابتة كما هو الحال للنتروجين . فإن نقص الفسفور ربما يسبب تساقط الأوراق غير الناضجة وتكوين صبغة الأنتوثيانين الأرجوانية أو الحمراء . ولا تتشابه النباتات المحرومة من النتروجين مع تلك المحرومة من الفسفور حيث قد ينتج عن نقص الفسفور مساحات تحريية necrotic areas ميتة على الأوراق والأعناق أو الثمار كما أن لتلك النباتات مظهر متقزم وربما تتميز الأوراق بلونها الداكن إلى الأزرق المخضر ، وليسبب القابلية العالية لتحرك الفسفور في النبات وبسبب ميل الأوراق الحديثة إلى حرمان الأوراق الأكبر عمراً من العناصر المتحركة تحت ظروف الحرمان لذلك فأول ما يظهر من أعراض نقص الفسفور يظهر على الأوراق السفلية الأكبر عمراً . في بعض الأحوال ربما تتشابه أعراض نقص الزنك والفسفور ، فعلى سبيل المثال ربما يسبب نقص هذين العنصرين تشوه شكل الأوراق لبعض النباتات .

قام كل من ليون وجاركا Lyon and Garcia (47-48) بدراسات تشريحية على ساق الطماطم التي تعاني من نقص الفسفور ، فقد وجدوا كمية كبيرة من النخاع وكمية قليلة من الأنسجة الوعائية وخلايا النخاع الوسطية متحللة والمتبقى منها كبيرة عصيرية ذات جدر رقيقة . ويتخللها مسافات بين خلوية كبيرة وخلايا الخشب واللحاء ذات جدر رقيقة وتكشف تلك الأنسجة الوعائية في أقل مستوى . وقد دلت سلسلة أبحاث إيتون Eaton (13, 14, 16) أن نقص الفسفور في عباد الشمس والخردل الأسود وفول الصويا يسبب تراكم الكربوهيدرات .

الكالسيوم Calcium

وظيفة الكالسيوم Function of Calcium

من المركبات المعروفة التي يدخل في تركيبها الكالسيوم هي بكتات الكالسيوم Calcium Pectate ، حيث تتكون الصفيحة الوسطية من بكتات الكالسيوم والمغنسيوم ، وإزالة الكالسيوم جزئياً من الصفيحة الوسطية بواسطة الإيثيلين داى أمين تتراحمض الخليك (EDTA) ethylenediaminetetraacetic acid (مركب مخلى) يسبب ذلك نمو غمد ريشة الشوفان (4) . وقد رجح العلماء ذلك التشجيع بأنه يرجع إلى زيادة المرونة نتيجة لإزالة إرتباط البكتات بالكالسيوم . وربما ترجع ذلك أيضاً إلى زيادة نفاذية الخلايا

التي ترجع إلى إزالة الكالسيوم .

يعتقد أن الكالسيوم هام لتكوين الأغشية الخلوية والتركيب الدهني ، فعلى سبيل المثال ملح الليسيثين Lecithin الكالسيومي « مركب دهني » ربما يدخل في تكوين أو تنظيم الأغشية الخلوية (31) ، كما أن كميات صغيرة من الكالسيوم أساسية للإنقسام الميتوزي العادي ، وفي هذا الخصوص فقد اقترح هيويت (31) Hewitt أن الكالسيوم ربما يشترك في تنظيم الكروماتين chromatin في تنظيم المغزل Spindle في الإنقسام الميتوزي . وقد ينشأ الإنقسام الميتوزي الشاذ نتيجة لتأثير نقص الكالسيوم على التركيب الكروموزومي وثناته . هذا الترحيح يرجع إلى الإرتباط بين نقص الكالسيوم والشذوذ الكروموزومي (18,34,68,69) . وأيضاً بالإقتراح أن جزيئات البروتينات النووية تتجمع مع بعضها بواسطة الكتيونات الثنائية (49) . قد درس البور المحتمل للكالسيوم في تنشيط إنزيم الفسفوليبيز في أوراق الكرنب (8) . ربما يعتبر الكالسيوم منشط الإنزيم الأرجينين كينيز Arginine Kinase ، والأدينوزين ترائ فسفاتيز Adenozine triphosphatase ، والأدينيل كينيز Adenyl Kinase ، وأبيريز البطاطس Potato apyrase (50) .

وقد وجد فلوريل (20,21) Florell أن عدد الميتوكوندريا في جذور القمح تتناقص تحت ظروف نقص الكالسيوم . بل نقص الكالسيوم في نبات القطن يزيد من مستوى الكربوهيدرات في الأوراق ويقل هذا المستوى في السيقان والجذور (38) ويرجع ذلك إلى نقص إنتقال الكربوهيدرات نتيجة لنقص الكالسيوم وهذا التأثير مشابه لتلك الناشئ عن نقص البورون في النبات .

أعراض نقص الكالسيوم Calcium Deficiency Symptoms

من السهل تمييز نقص الكالسيوم ، فالمناطق المرستيمية في الساق والورقة وقمة الجذر تتأثر بشدة ثم ما تلبث أن تموت خاصة الثموات الطرفية لهذه الأعضاء ، وربما يصير الجذر قصير وغليظ وبنى اللون كما هو الحال في نقص الكالسيوم في نبات الطماطم (39) ، ويحدث الإصفرار على طول حافة الأوراق الأحدث عمراً ، وهذه المساحات عادة ما تتحول إلى مناطق نخرية ، ومن العلامات المميزة أيضاً تشوه الأوراق الأحدث عمراً مع وجود قمة خطافية لها . وأدل مظاهر نقص الكالسيوم تظهر على الأوراق الأحدث عمراً ومناطق الثم الطرفية وربما يرجع ذلك لعدم تحرك الكالسيوم في النبات .

ربما تتصلب الجدر الخلوية وتتقصف في النباتات التي تعاني من نقص الكالسيوم

(9,39) وقد أوضحت الدراسة التي قام بها دافيز (9) Davis عن نقص الكالسيوم في الصنوبر (*Pinus taeda*) فقد استطالت الخلايا وتكونت الفجوات وتكشفت الخلايا في نهاية قمة المجموع الخضرى وذلك بالمقارنة بالنباتات العادية ، وهى نفس الملاحظات الأحدث التي أجريت على قمم جذور الطماطم بواسطة كالرا (39) Kalra . وقد لاحظ لوتمان (46) Loutman تكون الفجوات الخلوية في نهاية قمم جذور نباتات اللفت والحنطة السوداء المحرومة من الكالسيوم .

المغنسيوم Magnesium

وظيفة المغنسيوم Function of Magnesium

للمغنسيوم دوران هامان في العمليات الأيضية للنبات أولهما التمثيل الضوئى وأيض الكربوهيدرات ، فالمغنسيوم من مكونات جزىء الكلوروفيل ، وبدونه لا تحدث عملية التمثيل الضوئى ، كما يدخل المغنسيوم في تنشيط العديد من الإنزيمات المصاحبة لأيض الكربوهيدرات ، وفي العادة فإن الـ ATP يدخل في تلك التفاعلات (أنظر جدول ٧ - ١) . كما يعتبر المغنسيوم منشطا لتلك الإنزيمات التي تصاحب تمثيل الحمضين النوويين (DNA, RNA) من النيوكليوتيد بولى فسفات Nucleotide Polyphosphates . وكل التفاعلات التي ذكرت من قبل في أبيض الكربوهيدرات يصاحبها انتقال الفسفات وربما

جدول ٧ - ١ : بعض الإنزيمات التي تشترك في أبيض الكربوهيدرات التي تحتاج إلى Mg^{2+} كمشط .

الإنزيم	الفاعل
glucokinase	glucose + ATP \longrightarrow glucose-6-P
fructokinase	fructose + ATP \longrightarrow fructose-1-P
galactokinase	galactose + ATP \longrightarrow galactose-1-P
hexokinase	hexose + ATP \longrightarrow hexose-6-P
triosekinase	glyceraldehyde + ATP \longrightarrow phosphoglyceraldehyde
gluconolactonase	6-phosphogluconolacton \longrightarrow 6-phosphogluconate
6-phosphogluconic dehydrogenase	6-phosphogluconate \longrightarrow ribulose-5-P
phosphopentokinase	ribulose-5-P - ATP' \longrightarrow ribulose-1,5-diP.
enolase	2-phosphoglycerate + ATP \longrightarrow phosphoenolpyruvate
pyruvic kinase	phosphoenolpyruvate + ADP \longrightarrow pyruvate
carboxylase	pyruvate \longrightarrow acetaldehyde
phosphoglyceric kinase	1,3-diphosphoglycerate + ADP \longrightarrow 3-phosphoglycerate

يعمل المغنسيوم كحامل وسيط لمثل تلك المجموعة الناقلة (55) . وقد اقترح كالفن Calvin (7) أن الـ ATP أو الـ ADP يرتبط بسطح الإنزيم لتكوين معقد مخلي يضم الإنزيم والمغنسيوم ومجموعة البيروفسفات . وفي حالات متعددة يحل المنجنيز جزئياً محل المغنسيوم كمنشط للنظم الإنزيمية السابقة . بالإضافة إلى ذلك فإن المغنسيوم لازم للنشاط الكامل للإنزيمين الأساسيين في تثبيت CO_2 ، وهما الفسفو إينول بيروفات كربوكسيليز Phosphoenol pyruvate carboxylase ، والريبولوز ١ - ٥ ثنائي الفسفات كربوكسيليز Ribulose 1-5-biphosphate carboxylase .

وظيفة أخرى للمغنسيوم إقترحها كل من تسو ، وبونه وفينوجراد (70) Tso, Ponner and Vinograd ، حيث عزلوا جسيمات ريبوزومية محتوية على RNA وبروتين والمغنسيوم من بادرات البسلة المتجانسة . ثم عاملوا تلك الجسيمات بالمركب المخلي EDTA الذى يسبب تفكك تلك الجسيمات إلى وحدات فرعية لذلك فقد اقترح هؤلاء الباحثين أن المغنسيوم يربط تلك الوحدات الفرعية مع بعضها أما المركب المخلي فإنه يسبب تفكك تلك الجسيمات بتأثيره في إزاحة أيون المغنسيوم من الجسيمات الريبوزومية ، لذلك فإن المغنسيوم ربما له دوران في تمثيل البروتينات أولاً : كمنشط للنظم الإنزيمية التي تدخل في تمثيل الأحماض النووية ، ثانياً : كعامل ربط هام لدقائق الريبوزومات والتي تأخذ طريقها لتمثيل البروتين .

أعراض نقص المغنسيوم Magnesium Deficiency Symptoms

حيث أن المغنسيوم أحد مكونات جزيء الكلوروفيل لذلك فإن الأعراض العامة لنقص المغنسيوم في النباتات الخضراء هو إنتشار الشحوب بين التعريقى للأوراق . ويظهر الإصفرار على الأوراق السفلى وينتشر ذلك من أوراق القاعدة إلى أوراق القمة الأصغر عمراً ، وتدل هذه الظاهرة أن المغنسيوم عنصر متحرك داخل النبات ويشبه في ذلك كلاً من النتروجين والفسفور ، كما يتبع الإصفرار هذا ظهور صبغة الأنثوثاين في الأوراق ، وربما يلى ذلك ظهور بقع نخرية في حالة النقص الشديد .

وقد قام كل من ليون وجارسيا (47,48) Lyon and Garcia بإجراء دراسات تشريحية على نباتات الطماطم أمدت بكمية وفيرة من البوتاسيوم وأخرى حرمت منه ، وقد نتج من هذه الدراسة أن الإمداد الوفير من المغنسيوم يسبب تثبيط تكشف اللحاء الداخلى وزيادة في حجم الخلايا البرنشيمية Parenchymatous cells الملاصقة للأندودرم endoderms ، أما نقص إمداد المغنسيوم فيسبب زيادة واتساع تكشف الخلايا

الكلورانشيمية Chlorenchyma مع صغر الخلايا ومع زيادة في عددها ومملوءه بكثافة بالبلاستيدات الخضراء ، كما لاحظ الباحثان أيضاً خلايا نخاع أصغر تحت ظروف النقص هذه .

البوتاسيوم Potassium

وظيفة البوتاسيوم Function of Potassium

يؤثر نقص البوتاسيوم على تلك العمليات مثل التنفس ، والتمثيل الضوئي وتكوين الكلوروفيل ويحتوى الأوراق من الماء . ومن أشهر وظائف البوتاسيوم دوره في فتح وغلق الثغور « أنظر الفصل الخامس » . وأكبر تركيزات البوتاسيوم توجد في المناطق المرستيمية للنبات (55) ، كما تدل تجارب ويبستر وفارنر (73, 74) Webster and Varner (75) أن البوتاسيوم منشط أساسى للإنزيمات المصاحبة في تمثيل روابط بيتيدية معينة . ويلاحظ أثناء المراحل المبكرة لنقص البوتاسيوم تراكم الكربوهيدرات في العادة وقد يرجع ذلك إلى ضعف تمثيل البروتين (16) ، لذلك فإن الهيكل الكربوني الذى يدخل عادة في تمثيل البروتين يتراكم ككربوهيدرات ، وبالإضافة إلى دوره كمنشط لتمثيل البروتين فإن البوتاسيوم أيضاً يمكن أن يعمل كمنشط للعديد من الإنزيمات التى تصاحب تمثيل الكربوهيدرات . أما السيادة القمية في العديد من النباتات فتختفى أو تكون ضعيفة تحت ظروف نقص البوتاسيوم (31) ، وقد يرجع ذلك إلى الأضرار التى تقع على البرعم الطرفي نتيجة لنقص البوتاسيوم .

أعراض نقص البوتاسيوم Potassium Deficiency Symptoms

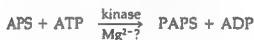
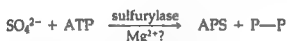
من السهل التعرف على المظاهر الخارجية لنقص البوتاسيوم على أوراق النبات ، حيث يظهر الإصفرار المبرقش أولاً ثم يعقبه تكوين مساحات نخرية على قمة وحافة الورقة ، وبسبب تحرك البوتاسيوم فإن تلك الأعراض تظهر بصفة عامة أولاً على الأوراق التامة النمو ، ويلاحظ ميل قمة الورقة في الانحناء إلى أسفل مثل الفاصوليا الفرنسية والبطاطس فإن المنطقة الحافية تلتف داخلياً ناحية السطح العلوى (31) . وبصفة عامة فإن النباتات التى تعانى من نقص البوتاسيوم تكون قزمية النمو وذات سلاميات قصيرة ملحوظة .

ويسبب نقص البوتاسيوم في الطماطم تحلل خلايا النخاع كما ينتج أيضاً عن هذا النقص زيادة في تكشف الخلايا البرنشيمية اللحائية الثانوية إلى أنابيب غربالية وخلايا مرافقة (47-48) .

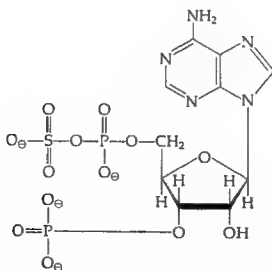
الكبريت Sulfur

وظيفة الكبريت Function of Sulfur

يختلف تركيز الكبريت إختلافاً بيناً في النباتات ، فقد يصل إلى تركيز عالٍ جداً كما هو الحال في نباتات جنس الخردل (التي تضم أفراد الكرنبات من العائلة الخردلية) «الصلبية» كما أوضح جلبرت (25) Gilbert . ومن أكثر وظائف الكبريت وضوحاً هو إشتراكه في تركيب البروتين في صورة الأحماض الأمينية الحاملة للكبريت وهي السيستين ، والسستين والمثيونين Cystine, Cyteine and methionine . يمتص النبات الكبريت على صورة أيون الكبريتات (SO_4^{2-}) ثم يختزل عن طريق خطوة تنشيطية تشمل المركب ٣ - فسفوأدينوزين ٥ - فسفوسلفات 3-Phosphoadenosine 5-Phosphosulfate(PAPS) والـ ATP ، وهي التي شرحت لأول مرة بواسطة روبنس وليمان (62,63) Robbins and Lipmann ، والتي تتمثل في خطوتين هما : تنشيط الكبريتات بواسطة ATP وإنزيم السلفوريلاز Sulfurylase لتكوين الأدينوزين ٥ - فسفوسلفات (APS) adenosine 5--Phosphosulfate (APS) ، ثم يعقبها تحول الـ APS إلى PAPS بواسطة كينيز متخصص (3,62,63) :



وأخيراً تختزل الكبريتات المنشطة وتدخل في تكوين السيستين والسستين والمثيونين وفي النهاية في التركيب البروتيني .



(3'-phosphoadenosine-5'-phosphosulfate) (PAPS)

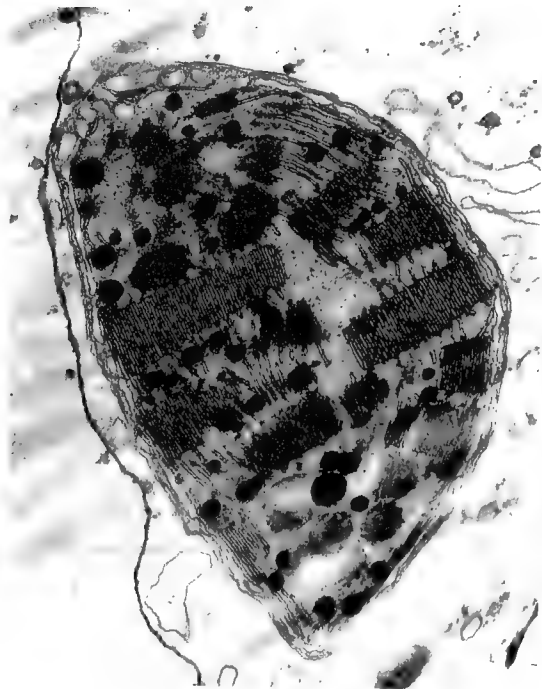
عندما نتحدث عن وظيفة الكبريت في النبات ، فلا يجب أن ننسى الفيتامينات الحاملة للكبريت « البيوتين ، والثيامين ، والمرافق الإنزيمى أ » ، وعلى ذلك فإن الكبريت يشترك في النشاط الأيضى لهذه الفيتامينات وربما يوجد أيضاً في مجموعات السلفهيدريل والتي توجد في العديد من الإنزيمات واللازمة لنشاط الإنزيم ويكون الكبريت روابط متصالية Cross-Links في جزىء البروتين وفي إرتباط الببتيدات والروابط الهيدروجينية والتي تسبب ثبات التركيب البروتينى . وهو من مكونات ه - أدينوزيل - ميثيونين 5-adenosyl-methionine والهامة في التمثيل الحيوى للجنين والاستيرول Ligning and Sterol ، والكبريت هام أيضاً في ح - ك بروتين Fe-S-Proteins في التمثيل الضوئى ، وأيضاً النتروجين و تميثيل الفيريدوكسين (Feredoxin) .

أعراض نقص الكبريت Sulfur Deficiency Symptoms

تشابه أعراض نقص الكبريت إلى حد ما مع أعراض نقص النتروجين ، فإن تلك النباتات التى تعاني من نقص الكبريت يظهر عليها بصفة عامة ظاهرة الإصفرار الذى يعقبه تكون صبغة الأنثوثيانين في بعض الأنواع (15) . والفرق بين أعراض نقص النتروجين وبين الكبريت يظهر جلياً في كون ظاهرة الإصفرار هذه تظهر أولاً على الأوراق الأحدث عمراً في حالة نقص الكبريت ، وتحت ظروف نقص الكبريت الشديد قد تفقد جميع الأوراق لونها الأخضر (25) .

درست هال وزملاؤها Hall and her colleagues (29) التركيب تحت البلاستيدى لخلايا الميزوفيل mesophyll في خلايا نبات الذرة التى تعاني من نقص الكبريت فقد أظهرت تلك الدراسة أن نقص الكبريت يؤدى إلى نقص ملحوظ في صفائح الأستروما Stroma Lamellae وزيادة في تكدس الجرانات « أنظر شكل ٧ - ١ » . وقد وجدنا أيضاً زيادة في تكدس الجرانات Grana Stacking في النباتات التى تعاني من نقص النتروجين .

وفي سلسلة من الدراسات عن نقص الكبريت في الطماطم ، وعباد الشمس والخردل « المستاردة » الأسود وفول الصويا فقد وجد أيتون Eaton(10,11,12,15) تراكم كل من النشا والسكروروز والنتروجين الذائب تحت ظروف نقص الكبريت بينما قلت السكريات المختزلة عن المعتاد . وقد أستنتج أن زيادة النتروجين الذائب نتجت عن تثبيط تميثيل البروتين وزيادة النشاط التحليلى للبروتين .



شكل ٧ - ١ : صورة إلكترونية للبلاستيدات الخضراء لنبات ذرة محروم من الكلوروفيل - لاحظ التكلس الشديد في الجدران والإختزال الشديد في صفائح الإستروما والتكبير $\times 31,900$

عن J.D.Hall et al 1972.Plant Physiol.50-404.

J.D.Hall, Robert Packer Hospital, Sayre, Pennsylvania

والصورة مهداة من :

الحديد Iron

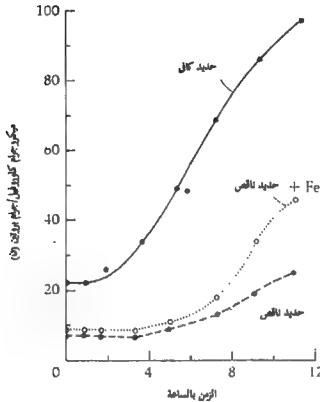
وظيفة الحديد Function of Iron

للحديد العديد من الوظائف الهامة في العمليات الأيضية للنبات ، وبالرغم من أن الحديد يؤخذ على حالة حديديك (Fe^{2+}) إلا أن الحالة النشطة أيضاً في النبات هي صورة الحديدوز (Fe^{3+}) فقد يدخل الحديد مباشرة إلى السيتوكرومات ، تلك المركبات الأساسية للإنسياب الإلكتروني في الميتوكوندريا وأيضاً إلى الفيريدوكسين Ferredoxin ، وكما سنرى فيما بعد فإن الفيريدوكسين ضروري لتفاعلات الضوء في التمثيل الضوئي . وبالرغم من أن الحديد أساسى لتمثيل الكلوروفيل إلا أن دوره الكيميائي في كل من تمثيل وتحلل الكلوروفيل مازال غامضاً (55) ، كما أن الحديد لازم لتمثيل بروتينات البلاستيدات الخضراء ، ومن المحتمل أن يصاحب الإنزيمات في تمثيل الكلوروفيل (22) ، وسوف نشرح في فصل آخر تمثيل الكلوروفيل ووجود البروتوبورفيرين - 9 Protoporphyrin-9 كوحدة من المركبات الوسطية في التمثيل الحيوي للكلوروفيل . هذا المركب الوسطي ربما يلعب دوراً فرعياً في التمثيل الحيوي إما للسيتوكروم أو الكلوروفيل ، ويعتمد الطريق التمثيل على أى معدن (المغنسيوم أو الحديد) يدخل في تركيب البروفيرين (27) . فقد وجد كل من بريس وكاريل Price and Carell (60) أن إضافة الحديد إلى خلايا الأيوجلينا (Euglena) المحرومة من الحديد يزيد معدل تمثيل الكلوروفيل بوضوح « انظر شكل ٧ - ٢ » .

كما وجد أن الحديد من مكونات مختلف الفلافوبروتين « الفلافوبروتين المعدني » النشط في الأكسدة الحيوية ، كما يوجد الحديد أيضاً في حديدو - بورفيرين - بروتين ، والتي تتضمن السيتوكرومات ، البيروأكسيدات ، والكتاليزات ، وسوف نشرح وظائف تلك الإنزيمات في جزء آخر من هذا الكتاب .

أعراض نقص الحديد Iron deficiency Symptoms

من الأعراض السهلة الملاحظة لنقص الحديد في النبات هو الشحوب الأخضر الشديد للأوراق ، والأوراق الأحدث عمراً تتأثر أكثر بهذا النقص ، وقد لا يُشاهد أى إصفرار بالمرّة على الأوراق الأكثر نضجاً ، ويرجع ذلك إلى عدم التحرك النسبي للحديد في النبات ، لذلك لا تستطيع الأوراق الأحدث عمراً أن تجذب الحديد من الأوراق الأكبر عمراً ومن المظاهر المميّزة لنقص الحديد هي وجود الإصفرار بين تعريق وتُشاهد



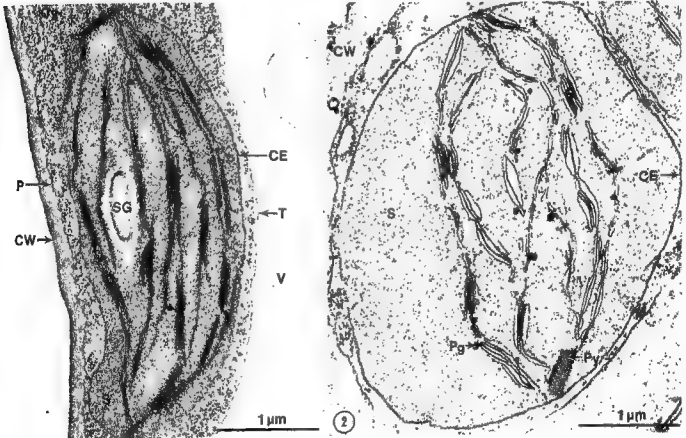
شكل ٧ - ٢ : عامل الزمن في تمثيل الكلوروفيل . فقد نمت الخلايا تحت شدة إضاءة منخفضة (٥٠ شمعة) مع تركيز من الحديد ، 3×10^{-5} مول ، وحديد منخفض (1.8×10^{-4} مول) . ثم (بعد الحصاد) يعاد وضع الخلايا المحرومة بعد الحصاد في منظم فسفات 3×10^{-4} مول ودرجة أسى أيديروجيني سالب ٦,٠ مع إضافة حديد أو عدم إضافة حديد « بتركيز 3×10^{-5} مول ، ثم تحضن تحت شدة إضاءة عالية ، ثم أخذت العينات على فترات مختلفة لتحليل الكلوروفيل »

عن C.A. Price and E.F. Carell 1964. Plant Physiol 39: 862.

على سطح الورقة عادة دقائق شبكية من عروق خضراء منغمسة في مساحات صفراء ، والإصفرار الكلي للأوراق الأحداث عمراً يكون قليل الكثافة ، إلا أن العروق الثانوية والثلاثية ربما تصبح صفراء تحت ظروف النقص الشديد .

قد أجرى العديد من الباحثين محاولات لإيجاد العلاقة بين نقص الحديد والمحتوى الكلوروفيلي ، إلا أنهم قد حصلوا على نجاح محدود لمثل هذا اللون من الأبحاث ، فعلى سبيل المثال فقد وجد بعض الباحثين علاقة جيدة بين الحديد والمحتوى الكلوروفيلي (36, 67, 72) ، إلا أن البعض الآخر قد وجد أن محتوى الأوراق الشاحبة من الحديد قد يساوى أو يفوق الأوراق المناظرة العادية (35, 44, 76) .

الشمس وجدا أن الإرتباط الجيد ربما يدرك لو أن الحديد يمر بمعدل منتظم . إلا أنهما عندما وضعا النبات لفترة وجيزة لنقص الحديد ، ثم أمد النبات بكمية كافية من الحديد فلم يجدأ أى علاقة موجودة بين الكلوروفيل والحديد ، وربما يرجع ذلك إلى استالة إمتصاص الحديد . كما وجدا أن الاصفرار غير كامل الانعكاس في أوراق عباد الشمس . لذلك لو أن النباتات الشاحبة أعيدت إلى الإمداد العادى بالحديد فإن الأوراق الشاحبة لهذا النبات تكون لها قابلية التراكم بكمية أكبر للحديد عن تلك الموجودة تحت الظروف العادية . وقد اقترح هذان الباحثان أن نقص الحديد ربما يثبط تكوين البلاستيدات الخضراء من خلال تثبيط تمثيل البروتين وهى الحقيقة التى تشرح عدم الشفاء الكامل من الشحوب . ويبين شكل ٧ - ٣ تأثير نقص الحديد على أوراق السبانخ ، ومن الواضح أن البلاستيدات تتأثر تحت ظروف نقص الحديد بالمقارنة بنباتات المقارنة العادية .



شكل ٧ - ٣ : (١) بلاستيدة خضراء خلية نسيج المزوفيل لنبات سبانخ عادى أما (٢) فهى من نبات يعانى من نقص الحديد . اختصارات هى : جدار خلوى (CW) ، غلاف البلاستيدة الخضراء (CE) ، السيتوبلازم (CY) ، الجراانا (G) ، مسافة بين خلوية (IS) غشاء بلازمى (P) ، الجلوبولين البلاستيدى (Pg) ، فيوفرتين (Py) ، حبيبة نشا (SG) الأسستروما (S) الغشاء البلازمى الداخلى (T) فجوة عصارية (V) مكبر $\times 20,900$.

مهداة من : R. Rufner, Massachusetts Agricultural Experiment Station, University of Massachusetts.

المنجنيز Manganese

وظيفة المنجنيز Function of Manganese

يعتبر المنجنيز عنصر أساسى فى التنفس وأيض التروجين ، وفى كلتا العمليتين فإنه يعمل كمنشط للإنزيمات . إلا أنه فى بعض الحالات وخاصة فى تفاعلات التنفس فيمكن أن يحل محله كتيونات أخرى ثنائية مثل Mg^{2+} , Co^{2+} , Zn^{2+} and Fe^{2+} ويعتبر المغنسيوم من أكثر البدائل التى تحل محل المنجنيز إلا أن المنجنيز أساسى لبعض التفاعلات الأيضية فى النبات ، فعلى سبيل المثال ماليك ديهيدروجينيز malic dehydrogenase « من إنزيمات دورة كيرس » يحتاج إلى المنجنيز كمنشط وإنزيم آخر من إنزيمات دورة كيرس هو أكسالوسكسينك دى كربوكسيليز Oxalosuccinic decarboxylase يحتاج إلى وجود المنجنيز كمنشط ، إلا أنه فى هذه الحالة ربما يستبدل المنجنيز جزئياً بالكوبلت ، ومن الدراسات الواسعة المكثفة التى أجريت على دورة كيرس فقد تبين أن المنجنيز هو المعدن الأيونى السائد فى تفاعلات هذه الدورة .

قد عرف العلماء منذ فترة أن المنجنيز يلعب دوراً هاماً فى إختزال النترات (6,41,22) ، وهذا الدور قد وضح إلى حد ما ، حيث أن المنجنيز يعمل كمنشط لإنزيمات نيتريت ريدكتيز والهيدروكسى لامين ريدكتيز nitrite reductase and hydroxylamine reductase (53,64) ، حيث أن أفضلية إختيار الأمونيا عن النترات كمصدر للنروجين فى الخلايا المحرومة من المنجنيز (55) قد أكدت ماذكر من قبل عن دور المنجنيز ، كما يعتقد أيضاً أن المنجنيز يدخل فى هدم أو أكسدة أندول ٣ - حمض الخليك indole-3-acetic acid (IAA) (الأكسين الطبيعى فى النباتات) (26,41) .

أما نقص معدل التمثيل الضوئى فى الطحالب فى المراحل الأولى من نقص المنجنيز ، قد رجح الدور المباشر الذى يلعبه المنجنيز فى عملية التمثيل الضوئى (77) ويرجح إستر وزملاؤه Eyster and Colleagues (19) حساسية الكلوروفيل للهدم الضوئى الذى يزداد تحت ظروف نقص المنجنيز والذى يؤدى بالتالى إلى الإصفرار فى طحلب الكلوريللا (Chlorella pyrenoidose) . فقد وجدوا أن تصاعد الأوكسجين يثبط تحت ظروف النقص ، وقد ظهر من الأبحاث على جميع النباتات الراقية وطحلب أنكسترودمس (Ankistrodesmus braunii) إن مكان نشاط المنجنيز يكون فى خطوة إنتاج الأوكسجين فى التمثيل الضوئى (42,43) ، والأكثر من ذلك فإن المنجنيز يدخل فى انتقال الإلكترون من الماء إلى الكلوروفيل فى تفاعلات الضوء للتمثيل الضوئى ، إلا أن نقص المنجنيز ربما

لا يقلل الاختزال الضوئي في التمثيل الضوئي بمفرده .

أعراض نقص المنجنيز Manganese Deficiency Symptoms

يتميز نقص المنجنيز بظهور تبقع اصفرارى أو نخرى في المساحات بين التعريقية للورقة ، وربما تظهر تلك الأعراض أولاً على الأوراق الأحدث عمراً لبعض الأنواع ، وربما أول ما تظهر (تلك الأعراض) على الأوراق الأكبر عمراً لأنواع أخرى ، وقد يظهر نخر بنى لفلاقات بذور البسلة والفاصوليا (30, 58) ، ويظهر أيضاً أن لنقص المنجنيز تأثير واضح على البلاستيدات الخضراء . فقد أوضح إيلتينج (17) Eltinge أن البلاستيدات الخضراء لأوراق الطماطم هى أول أجزاء النبات تائراً بنقص المنجنيز ، وتفقد البلاستيدات الخضراء الكلوروفيل وحببيات النشا وتصبح خضراء مصفرة اللون وبها فجوات عصيرية ومحبة (Vacuolated and granular) وفي النهاية تتحلل .

النحاس Copper

وظيفة النحاس Function of Copper

لا يوجد أدنى شك في ضرورة وجود النحاس في العمليات الأيضية الطبيعية للنبات حيث يعمل النحاس كمكون للفينوليزات ، واللکاز وأكسيداز حمض الأسكريك (Phenolases, laccase and ascorbic acid oxidase) ، ودور النحاس كمجزء مكون لهذه الإنزيمات ربما تظهر أهمية وظيفة النحاس في النبات (55) . فقد أظهرت الأبحاث التي أجريت بواسطة نيش (56) Neish وجرين وماكارني وكينج - (Green, Macarthy, and King (28) . إن النحاس ربما يعمل في التمثيل الضوئي ، فقد وجد نيش على سبيل المثال أن البلاستيدات الخضراء للرسم (Clover) تحتوى على معظم محتوى النبات من النحاس ، وكذلك وجد لوستالوت وآخرون (45) loustalot and Others أن امتصاص CO_2 يقل في أشجار التنج (tung) المحرومة من النحاس وتحتوى البلاستيدات الخضراء على بروتينات بها نحاس وتسمى (البلاستوسيانين) (Plastocyanin) ، والأساسية كعامل للإلكترون في التمثيل الضوئي وأيضاً إنزيمات البلاستيدات وخاصة الفينوليزات تحتوى على النحاس الأساسى لأداء وظيفتها .

أعراض نقص النحاس Copper Deficiency Symptoms

من أوضح أعراض نقص النحاس تلك التي توجد في مرض الطفح الجلدى ومرض الإصلاح examthema and reclamation أما مرض الطفح الجلدى الذى يظهر على أشجار الفاكهة والذى يتميز بالتصمغ «إسالة الصمغ» (gummosis (gummy exudates)، فيكون مصحوباً بظهور موت وتبقع بنى على الأوراق والثمار. أما مرض الإصلاح فى النجيليات فهو يظهر على تلك النباتات خاصة فى الأراضي الدبالية حديثة الإصلاح، وهذا المرض يتميز باصفرار قمم الأوراق وعجز تلك النباتات على إنتاج البذور، ويسبب نقص النحاس نخر فى قمم الأوراق الحديثة والذى يمتد إلى حواف الأوراق والذى يعطيها مظهر الذبول، وتحت الظروف الشديدة فقد تفقد الأوراق نهائياً وقد يأخذ النبات كله مظهر الذبول.

الزنك Zinc

وظيفة الزنك Function of Zinc

ربما يدخل الزنك فى التخليق الحيوى للأوكسين النباتى أندول - ٣ - حمض الخليك Indole-3-acetic acid (IAA) فقد لاحظ سكوغ Skoog (66) نقص ملحوظ فى المحتوى الأوكسينى لنباتات الطماطم التى تعانى من نقص الزنك كما زاد هذا المحتوى الأوكسينى عندما أمدت تلك النباتات المحرومة بالزنك، مثل هذه الاستجابة «الزيادة والنقص فى المحتوى الأوكسينى» تؤثر على مدى استجابة النبات للنمو فى غياب أو وجود الزنك، نستنتج من ذلك أن أعراض نقص الزنك تكون مصحوبة بنقص تركيز الأوكسين جزئياً. وقد دلت الأبحاث الأخيرة على أن محتوى التريتوفان متوازى مع المحتوى الأوكسينى فى النبات فى كلتا الحالتين من نقص الزنك أو إمداد النباتات التى تعانى من نقص الزنك، لذلك فقد استنتج العلماء أن الزنك يؤثر على المحتوى الأوكسينى من خلال اشتراكه فى تمثيل التريتوفان «منشأ الأوكسين» (71). ولتأكيد هذا الاستنتاج فقد وجد ناسون (52) Nason أن نشاط إنزيم التريتوفان سينثيتيز (tryptophan synthetase) يكون منخفضاً فى النيوروسپيرا (Neurospora) المحرومة من الزنك. وهذا الإنزيم يساعد على تفاعل السيرين مع الأندول لتكوين التريتوفان.

يعتبر دور الزنك فى الأيض النباتى كمُنشط للعديد من الإنزيمات. وأول الإنزيمات المكتشفة المحتوية على الزنك هو إنزيم كربونك أنهيدريز (Carbonic anhydrase) والذى

يوجد في النباتات البحرية ولكنه شائع في الحيوانات (40) ، وهذا الإنزيم يساعد تحلل حمض الكربونيك إلى ثاني أكسيد الكربون والماء . ومن الإنزيمات الأخرى التي تحتاج إلى وجود الزنك هو إنزيم الكحول ديهيدروجينيز وإنزيمات البيريدين نيوكليوتيد ديهيدروجينيز Alcohol dehydrogenase and pyridine nucleotide dehydrogenases (32, 54) . وتراكم الفسفور الغير عضوى في نباتات الطماطم المحرومة من الزنك يدل على أن الزنك ربما يلعب دوراً في تنشيط بعض الإنزيمات الناقلة للفسفات مثل هكسوز كينيز أو التريوزفسفات ديهيدروجينيز hexose kinase or triosephosphate dehydrogenase . ومن السمات الأخرى لنقص الزنك تراكم المركبات النتروجينية الذائبة مثل الأحماض الأمينية والأميدات (59) ، ونستنتج من هذه الملاحظة أن الزنك لا بد أن يلعب دوراً هاماً في تمثيل البروتين .

أعراض نقص الزنك Zinc Deficiency Symptoms

أولى علامات نقص الزنك ظهور الشحوب بين التعريقى للأوراق الأكبر عمراً مبتدئاً من القمة والحواف . ثم يعقب ذلك ظهور بقع نحرة بيضاء كما هو الحال في القطن (5) . ومن مظاهر نقص الزنك الواضحة وجود أوراق صغيرة وسلاميات قروية ينتج عنها قصر وتقزم نمو النبات . ومن العلامات السهلة التمييز لنقص الزنك هو ظهور الأوراق المشوهة للنبات ، حيث تكون الأوراق أصغر في الحجم مشوه الشكل والمظهر وربما تتجمع على أفرع قصيرة حيث يعرف مظهرها هذا بظاهرة « التورد » rosettes . وفي بعض الأحيان يعرف مرض نقص الزنك على الأوراق باسم مرض الأوراق الصغيرة (little leaf) . وغياب الزنك ربما بسبب أيضاً تأثير معاكس على إنتاج البنور في الفاصوليا والبسلة وإتمام الثمار في الموالح .

البورون Boron

وظيفة البورون Function of Boron

بالرغم من أن مظاهر نقص البورون محدودة ومعروفة . إلا أن دوره في الأيض النباتى غير محدد على وجه الدقة حتى الآن . وقد أوضح جاش ودوجر Gauch and Dugger (23, 24) أن البورون يلعب دوراً في انتقال الكربوهيدرات داخل النبات ومما لفت الأنظار إلى حقيقة أن أيون البورات يكون معقد مع مركبات البوليبيدروكسى Polyhydroxy السكريات . لذلك فقد اقترحا أن السكر ينتقل بسهولة « أكثر يسراً » عبر الأغشية الخلوية كمعقد بوراتى . واقترحا اقتراح آخر هو أن أيون البورات ربما يصاحب الغشاء

الخلوى حيث يكون معقد مع السكر يسمح بمروره عبر الأغشية الخلوية وقد لفت هذان العلمان الأنظار أيضاً إلى حقيقة أن المظهر العام لنقص البورون في النبات هو موت قمم السيقان والجنذور وتساقط الأزهار ، وهى الأعضاء ذات النشاط الأيضى العالى ، لذلك فقد اقترحا أن أعراض نقص البورون هى نفسها أعراض نقص السكر ، لذلك فإن أجزاء النبات ذات النشاط الحيوى العالى تحتاج إلى كمية كبيرة من السكر لأنها هى أول ما يعانى من نقص البورون ، والدور الذى يلعبه البورون في انتقال السكر قد تم تأكيده بالفعل بتجارب استخدم فيها السكروز ذو ^{14}C المشع (65) . وقد أوضحت تلك التجارب أن امتصاص وانتقال السكر يُعاق في النباتات التى تعانى من نقص البورون ، كما أكدت تجارب التمثيل الضوئى باستخدام $^{14}\text{CO}_2$ نظرية جاش ودوجر في أن البورون يسهل انتقال السكريات (65) ، حيث أن انتقال نواتج التمثيل الضوئى المميزة ذرياً تكون أقل بشدة في النباتات المحرومة من البورون .

وبالرغم من ظهور نظريات أخرى عن دور البورون في الأيض النباتى ، إلا أن العلماء أجمعوا بصفة عامة أن دوره ينحصر في انتقال السكر ودوره في تمثيل DNA في المرستيمات . كما أن البورون يشترك في تكشف وإنماء الخلايا ، والأيض التروجينى ، والأخصاب ، ونشاط امتصاص الأملاح ، و تمثيل الهرمونات ، والعلاقات المائية ، وتمثيل الدهون ، وتمثيل الفوسفور ، والتمثيل الضوئى ، إلا أنه لم يؤيد بعد مثل هذا النشاط للبورون في تلك العمليات الأيضية ، لذلك فإنه يمكننا القول أن دور البورون في هذه العمليات دوراً غير مباشر من خلال تأثيره على انتقال السكر .

أعراض نقص البورون Boron Deficiency Symptoms

أول الأعراض المرئية لنقص البورون والتى تظهر بعد بضع ساعات فقط من الحرمان من البورون هى موت قمة المجموع الخضرى وذلك لحاجتها إلى تمثيل DNA . كما تموت قمم الأفرع الجانبية ، وربما تظهر الأوراق بلمس سميك نحاسى ، وفي بعض الأحيان تلتوى وتصبح قابلة للتقصف ، كما لا تتكون الأزهار ويتوقف الجذر عن النمو ، كما تتأثر أعضاء التخزين والأعضاء اللحمية تأثراً شديداً لنقص البورون ، مثل تحلل الأنسجة الداخلية مثل عفن القلب heart rot في بنجر السكر وتكون الفلين الداخلى في التفاح Internal cork والقلب المائى في اللفت Water Core .

المولبدنيوم Molybdenum :

وظيفة المولبدنيوم Function of Molybdenum

من المعروف منذ زمن بعيد أن المولبدنيوم يلعب دوراً هاماً في تثبيت غاز النتروجين وفي تمثيل النترات ، وسوف نتناول هذا الموضوع في الفصل الثامن . الذى يشمل تمثيل النتروجين عامة .

قد لاحظ العديد من الباحثين أن نقص المولبدنيوم يؤدي دائماً إلى النقص الحاد في تركيز حمض الأسكوربيك في النبات (1,32) . وقد لفتت الأبحاث الغير منشورة لهيويت وهكلسي (31) Hewitt and Hucklesby إلى حقيقة أن البلاستيدات الخضراء يحدث بها تركيب غير منظم مع ظهور مظاهر الشكل الذيل سوطى whiptail وهو المرض الشائع لنقص المولبدنيوم . كما تدل معظم الظواهر على المولبدنيوم أنه يلعب دوراً في تمثيل الفسفور ، إلا أننا حتى الآن لا نعرف ميكانيكية عمل المولبدنيوم في تمثيل الفسفور .

أعراض نقص المولبدنيوم Molybdenum Deficiency Symptoms

ربما تبدأ الأعراض المرئية لنقص المولبدنيوم باصفرار بين وعائى « تعريقى » مبرقش على الأوراق السفلى يعقبه نخر حافى والتفاف للأوراق ، وتحت الظروف الشديدة للنقص قد تتحول المساحات المبرقشة إلى نخر. وقد تسبب ذبول الأوراق ، كما قد لا تتكون الأزهار ولو تكونت تسقط قبل عقد الثمار .

وقد عرّف مرض واضح لنقص المولبدنيوم يعرف بالذيل السوطى whiptail في القرنبيط ، ويشاهد فيه أولاً تبرقش بين تعريقى وقد تتلون حواف الورقة باللون الرمادى وتكون رخوة ثم تصبح بنية اللون وتذبل أنسجة الورقة ولا يتبقى من الورقة إلا العروق التى تحوى حولها كمية قليلة من فصل الورقة ، والتى تعطى مظهر الذيل أو السوط لذلك استتبط اسم المرض من هذا المظهر .

أسئلة

- ١ - ٧ ما هي وظائف كل من العناصر الكبرى في النبات ؟
- ٢ - ٧ تؤدي إضافة كمية وفيرة من النتروجين إلى نبات البطاطس إلى إعطاء نمو خضرى غزير للسيقان والأوراق ولكن ينتج عن وفرة النتروجين هذه تكون كمية من الدرنات الصغيرة الحجم . ما هو السبب المحتمل لتأثير النتروجين هذا ؟
- ٣ - ٧ لاحظ العلماء من دراساتهم لنقص العناصر في النبات . أن النباتات التي تنمو في محاليل الأملاح المثالية والتي ينقصها عنصر واحد . أن مظاهر نقص العنصر أعلى بكثير عن تلك التي تنمو في ماء نقى . إشرح السبب المعقول لهذه الظاهرة ؟
- ٤ - ٧ عادة ما يتميز نقص المغنسيوم بالشحوب الأخضر . ونقص معدل عملية التمثيل الضوئى . ما هو السبب في ظهور تلك الأعراض ؟
- ٥ - ٧ من أعراض نقص الزنك تشوه شكل الأوراق وتكدسها في الشكل المتورد . ما هو السبب المحتمل لأعراض النقص هذه ؟
- ٦ - ٧ ما هو التغير الذى يحدث في البلاستيدات الخضراء نتيجة لنقص الحديد ؟
- ٧ - ٧ تتشابه أعراض العديد من العناصر الغذائية الأساسية على العديد من النباتات . إشرح كيف يمكن للعلماء تحديد نقص عنصر محدد وكيف يمكنهم معالجة هذا النقص في المحاصيل الحقلية ؟
- ٨ - ٧ كيف يمكن تحديد الفرق بين أعراض نقص العناصر والإصابة بالآفات ؟
- ٩ - ٧ كيف يمكن للعلماء تحديد أن النبات يعانى من نقص عنصر ما وليس إلى التسمم الذى يعود إلى زيادة هذا العنصر ؟
- ١٠ - ٧ أذكر عدد من المحاصيل التي يمكن لها النمو دون الحاجة إلى إضافة النتروجين .

قراءات مقترحة

- Chapin, F.S., III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:233-260.
- Clarkson, D.T., and J.B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:239-298.
- Hewitt, E.J., and T.A. Smith. 1975. *Plant Mineral Nutrition*. London: English Universities Press.
- Rains, D.W. 1976. Mineral metabolism. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. New York: Academic Press.
- Sprague, H.B., ed. 1964. *Hunger Signs in Crops*, 3rd ed. New York: McKay.
- Wallace, T. 1961. *The Diagnosis of Mineral Deficiencies in Plants*, 3rd ed. New York: Chemical Publishing.
- Witham, F.H., D.F. Blaydes, and R.M. Devlin. 1971. *Experiments in Plant Physiology*. New York: Van Nostrand.



أيض النتروجين

NITROGEN METABOLISM



صورة دقيقة إلكترونية مجسمة للأكتينومايسيت *actinomycete* غُزلت بواسطة السكرورز المكثف التجزيئي من عقدة جذرية مثبته للنتروجين ثم زُرعت في المعمل .

D. Baker, J.G. Torrey, and G.H Kidd. Nature 281: 76- Copyright © 1976 موافقة
وأعيد طبعها بعد موافقة Macmillan Journals Limited Photo courtesy of D. Baker and E. Seling.



سوف نفرد فصلاً كاملاً لشرح الأيض النتروجيني ، ولا يكفي فصل لهذا الغرض وذلك لأهمية وتعقيد هذا الموضوع ، فالنتروجين هو أكثر العناصر انتشاراً في الكائنات الحية بعد الكربون والهيدروجين والأكسجين ، وهو مكون لتلك المركبات الأساسية مثل البروتينات ، والأحماض النووية وبعض منظمات النمو النباتية الطبيعية وفي العديد من الفيتامينات والمركبات الأخرى ، كما يدخل في معظم التفاعلات الفسيوكيميائية الحيوية التي تعطي وتشمل الحياة .

بالرغم من الكمية الكبيرة من النتروجين التي توجد في النبات وأهمية هذا العنصر في تركيب وأيض النبات ، وحاجة النبات المستمرة للإمداد بالنتروجين النشط إلا أن طبيعته متقلبة . وحيث إن النتروجين يمثل ٨٠٪ من الغلاف الجوي الغازي للأرض ، لذلك فيمكن القول أن عالم النباتات مغمور في محيط من النتروجين ، إلا أن هذا النتروجين في هذه الصورة الجزيئية غير ميسور لمعظم النباتات . وفي الحقيقة فإن النتروجين يعتبر واحداً من أهم العناصر التكوينية للمركبات ، ويتطلب درجة حرارة وضغط مرتفعان لكي يتفاعل مع عناصر أو مركبات أخرى بالرغم من أن بعض صور النتروجين المركب أو المثبت ربما تدخل التربة بدون تدخل من الكائنات الحية « مثال ذلك أكسيد النتروجين الناتج من الشحنات الكهربائية للبرق » إلا أن الكمية العظمى تثبت من خلال كائنات التربة الدقيقة . ما هي صور النتروجين الميسرة أو المتاحة للنبات ، وكيف يتحول نتروجين الغلاف الجوي أو النتروجين الجزيئي إلى هذه الصور ؟ فعلى الصفحات التالية سوف نتناول بالشرح صور وامتصاص النتروجين الميسر للنبات ، واتحاد النتروجين المختزل مع الأحماض الكيتونية لتكوين الأحماض الأمينية ، وتمثيل البروتين ، وفي النهاية تحلل البروتين والأحماض الأمينية .

التغذية النتروجينية Nitrogen Nutrition

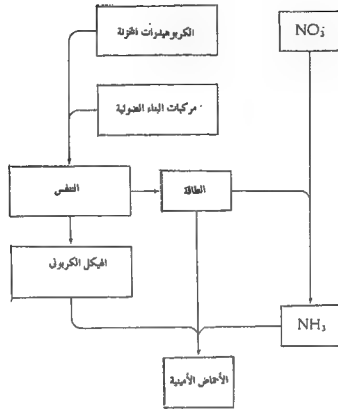
باستثناء تلك الكائنات الدقيقة التي تثبت النتروجين الجزيئي فإن النباتات تمتص النتروجين في الصورة المثبتة من التربة . ويمكن تقسيم صور النتروجين الميسرة للنبات إلى المجموعات الأربع التالية : النتروجين التراتي nitrate nitrogen - النتروجين الأمونيومي ammonia nitrogen النتروجين الجزيئي $\text{molecular nitrogen}$. وبالرغم من أن معظم النباتات تنفع من الصورة التراتية ، إلا أن العديد من النباتات تستطيع تمثيل الصورة الأمونومية وصور معينة من النتروجين العضوي . أما الاستفادة بالنتروجين الجزيئي ينحصر مع تلك المجموعات القليلة من الكائنات النباتية الأولية والتي تتضمن

أنواع معينة من البكتريا الحرة (الطليقة) مثل الآزوتوباكتر (Azotobacter) والكلستريدم (Clostridium) والطحالب الخضراء المزرقة Blue- green algae (مثل الأنابينا (Anabaena) والنوستوك (Nostoc) . إلا أنه يجدر الإشارة هنا أن قائمة الأنواع النباتية التي تستطيع تمثيل النيتروجين الجزيئي تزداد يوماً بعد يوم .

النيتروجين النتراتي والأمونيومي Nitrate and Ammonia Nitrogen

تتمتع معظم جذور النباتات الراقية النيتروجين من التربة على الصورة النتراتية (NO_3^-) ، إلا أن هذه الصورة من النيتروجين لا يمكن استخدامها مباشرة بواسطة النبات ولكن لابد من اختزالها إلى الأمونيا قبل اتحادها لتكوين المركبات النيتروجينية النباتية ، ويلزم لاختزال النترات إلى الأمونيا طاقة التنفس ، لذلك فإن كربوهيدرات النبات لا تدخل فقط في الهيكل الكربوني لتمثيل الأمونيا ولكنها أيضاً تتحلل أثناء التنفس لانطلاق الطاقة اللازمة لاختزال النترات (42, 5) . وقد لاحظ العديد من الباحثين أنه تحت ظروف الاختزال الشديد للنترات وتمثيلها أثناء الإظلام . فإن مستوى الكربوهيدرات في النبات يقل بدرجة كبيرة ، أما النقص في مستوى الكربوهيدرات تحت هذه الظروف في الضوء لا يكون مؤثراً وذلك بسبب التعويض الناتج من عملية التمثيل الضوئي . يوضح شكل ٨ - ١ العلاقة بين الحالة الكربوهيدراتية للنبات واختزال النترات وتمثيلها .

أول خطوات اختزال النترات هو تحويلها إلى النيتريت (NO_2^-) ، وقد حدد العلماء هذه الحقيقة باستخلاص النيتريت من الأنسجة النباتية وأيضاً باستخلاص إنزيم نيترات ريدكتيز nitrate reductase من أوراق فول الصويا والنيوروسيرا Neurospora « جنس من الفطريات التي تسبب العفن » (25, 12) ، وبالإضافة إلى ذلك فإن التحضيرات الإنزيمية من النيوروسيرا وأوراق فول الصويا والطحالب الخضراء المزرقة - الأنابينا الاسطوانية (Anabaena cylindrica) يظهر أنها تحتوى على إنزيم نيتريت ريدكتيز nitrite reductase ، هذا الإنزيم الذى يساعد في اختزال النيتريت إلى الأمونيا (36, 25) ، ولما كان يلزم لتكون النيتريت من النترات انتقال الكترونين إلى النترات فقد اعتقد العلماء في بادئ الأمر أن مركب الهيبونيتريت hyponitrite (HNO) يتكون كمركب وسيط عند انتقال الإلكترون ، إلا أن بعض الآراء الأخرى تقترح عدم تكون الهيبونيتريت في الأنسجة النباتية وذلك لعدم ثباته الشديد والذي يسبب تحوله السريع بمجرد تكونه إلى

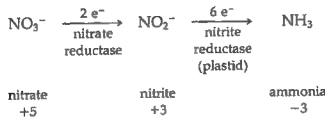


شكل ٨ - ١ : يوضح العلاقة بين الحالة الكربوهيدراتية للنبات وإختزال النترات وتمثيلها .

مركبات أخرى (43) ، إلا أنه من الواضح الآن أن الهيبونيتريت لا يكون الوسيط في اختزال N_2 (23) .

كما يعتقد البعض أن مركباً آخر هو الهيدروكسيلاмин (hydroxylamine) NH_2OH هو الوسيط في السلسلة بين التحول النتراتي إلى الأمونيومي ، إلا أنه قد تجمعت ملاحظات استبعدت هذا المركب أيضاً كمركب وسيط في اختزال النترات إلى أمونيا (23) ، لذلك فالرأى السائد أن التفاعلات تسير كما يلي :

« رقم التأكسد لكل مركب قد كتب تحت اسم الرمز لذلك المركب »



وبسبب الإنتشار الواسع للمركبات الوسيطة السابقة في النبات وتحديد الإنزيمات في مختلف الأنسجة النباتية التي تساعد على الاختزال ، فإن هذا التابع الغير عضوى يُظهر السلسلة الهامة لاختزال النترات في النبات ، إلا أننا ما زلنا نحتاج إلى تحديد أن النتروجين لا بد أن يختزل إلى الأمونيا من عدمه قبل تفاعله مع المركبات العضوية في النبات .

لو افترضنا أن النترات لا بد أن تختزل إلى الأمونيا قبل دخول النتروجين في النظام الأيضى ، لذلك فلا بد أن نلاحظ التمثيل السريع للنتروجين عندما تحل الأمونيا كمصدر للنتروجين محل النترات في تغذية النبات ، فقد لاحظ الباحثون أن تمثيل الأمونيا يكون سريعاً بالمقارنة إلى تمثيل النترات . فالنباتات الغنية المحتوية على الإمداد الكافى من الكربوهيدرات التنفسية تُدخل النتروجين الأمونيومى في النظام الأيضى بسرعة كبيرة حتى خلال تلك الفترات التي يمتص فيها النتروجين بكميات كبيرة لدرجة أن آثار قليلة جدا من الأمونيا الحرة يمكن أن توجد في الأنسجة النباتية (38) . وبالعكس فإن كميات النترات الحرة تكون عالية نسبياً في الأنسجة النباتية . ومع اختزال النترات وتمثيلها فإن تمثيل الأمونيا يعتمد جزئياً على الحالة الكربوهيدراتية للنبات . وبسبب سرعة تمثيل الأمونيا ، فإن الإمداد الكربوهيدراتى لتلك النباتات التي تستخدم الأمونيا كمصدر وحيد للنتروجين يحدث به إنقار شديد لدرجة منخفضة جداً ضارة بالنبات (26, 28, 40) ، فعلى سبيل المثال في نبات الطماطم ربما يحدث تكوين نباتات رخوة وعصارية وغير مثمرة وذات نمو خضرى غزير عندما يحدث نضوب للكربوهيدرات .

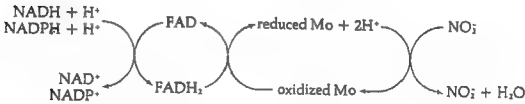
إنزيمات إختزال النترات والنتريت Nitrate and Nitrite Reductases

ليس في مجال هذا الكتاب شرح النشاط الإنزيمى المصاحب لكل خطوة من خطوات اختزال النترات ، وبما أن كمية المعلومات التي تجمعت واتبحت حول إنزيمات اختزال النترات والنتريت لذلك فسوف نشرح بإيجاز شديد طبيعة هذه الإنزيمات والعوامل المساعدة التي تشترك في التفاعلات وتساعدنا .

يعتبر إنزيم إختزال النترات nitrate reductase من الفلافوبروتين المعدنى metalloflavoprotein والذي يساعد في اختزال النترات إلى النتريت ، وقد عزل في صورة نقية جداً (25, 12) ، ويتضمن النظام الإنزيمى نيوكليتيدي البيريدين المختزل reduced pyridine nucleotide (NADPH or NADH) كالنح للإليكترون ، والفلافين أدنين داي نيوكليتيدي (FAD) flavin adenine dinucleotide ، والمولبدنيوم

molybdenum . تعبر الإلكترونات من البيريدين نيوكليتيدي إلى FAD حيث ينتج الـ FAD المختزل ($FADH_2$) (سوف نشرح هذه المرافقات الإنزيمية وانتقال الإلكترون في الفصول التالية) ، ثم تعبر الإلكترونات بعد ذلك من $FADH_2$ إلى المولبدنيوم المؤكسد لينتج المولبدنيوم المختزل ، حيث تنتقل منه الإلكترونات إلى النترات التي تختزل إلى النيتريت (أنظر شكل ٨ - ٢) (26) .

يعتبر إنزيم اختزال النترات من الإنزيمات المستحثة inducible enzyme ، والإنزيم المستحث يمكن تمييزه عن الإنزيم التكويني Constitutive enzyme « الذي يوجد دائماً داخل الكائن » بكونه في هذه الحالة لا يظهر إلا في وجود مادة تفاعله الخاصة أو مادة استحثاثه inducer ، ومادة الاستحثاث لتكوين إنزيم اختزال النترات nitrate reductase ربما تكون النترات في بعض الأنظمة وخاصة تلك التحضيرات الإنزيمية من النباتات الراقية ، والبيانات في شكل ٨ - ٣ توضح هذه النقطة ، بينما في الطحالب والنباتات الأخرى فإن مادة الاستحثاث غير واضحة وتحتاج إلى دراسات مكثفة .

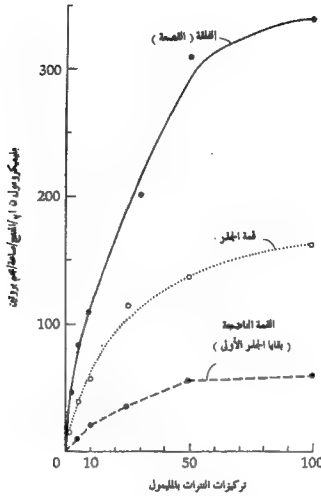


شكل ٨ - ٢ : سلسلة تتابع انتقال الإلكترون في اختزال النترات بمساعدة إنزيم اختزال النترات nitrate reductase . عن : D.J.D. Nicholas and A. Nason, 1955. Plant Physiol, 30: 135

تأثير الضوء و CO_2 والكلسيوم على إنزيم اختزال النترات

Effect of Light, CO_2 , and Calcium on Nitrate Reductase

يعتبر وجود عوامل أخرى مثل الضوء و CO_2 والكلسيوم هامة أيضاً في تكوين إنزيم اختزال النترات ، فقد أوضحت العديد من الدراسات أنه بالرغم من تكوين هذا الإنزيم في بعض الحالات النادرة في الظلام ، إلا أن التخليق العالي لهذا الإنزيم يأخذ طريقه عندما تتعرض النباتات للضوء (6, 15, 20) . ففى الحقيقة قد بين ييفرس وزملاؤه (6) Beevers and his Colleagus ، باستخدام بادرات الذرة وفلقات الفجل أن تخليق



شكل ٨ - ٣ : تأثير النترات على مستوى إنزيم إختزال النترات في بادرات الذرة . عن W.Wallace, 1973.

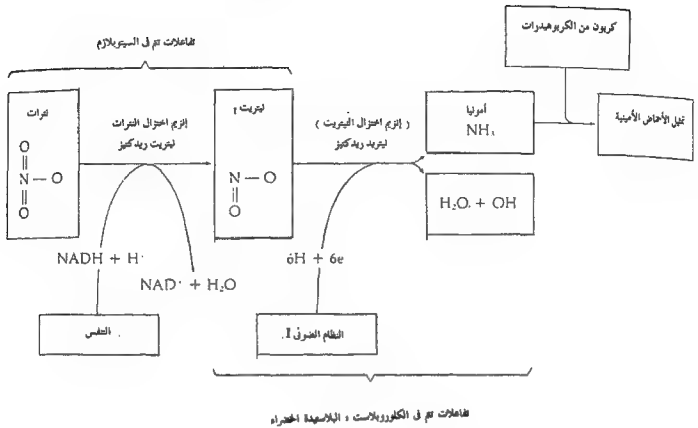
Plant Physiol. 52:191.

إنزيم اختزال النترات يزداد بزيادة الكثافة الضوئية ، ويعتقد بعض الباحثين (20) أن الحاجة للضوء تنصب فقط على احتياجات النشاط الضوئي التمثيلي في تخليق هذا الإنزيم ، وقد تأكد هذا الافتراض بما وجد من عدم تكوين هذا الإنزيم عندما أضيئت أوراق البيريللا (Perilla) المحتوية على النترات في جو خالي من CO_2 (20) . يمكن استئالة تنشيط إنزيم اختزال النترات في الظلام في الأوراق الخضراء التي أمدت بالنترات ، ولكن الإنزيم يبدأ في الاختفاء بعد حوالي ١٢ ساعة بدون ضوء (41) . وتدل هذه الحقيقة أن دور الضوء في استحداث إنزيم اختزال النترات هو الإمداد بالمركبات الضوء بنائية اللازمة لإنتاج الطاقة (5) . ولتأكيد تلك النظرية ، فقد لاحظ ترافز وكى (42) Travis and Key زيادة نشاط إنزيم اختزال النترات في المجموع الخضري لبادرات ذرة عمرها من ٣ إلى ٥ أيام نامية في الظلام وأمدت صناعيا بالجلوكوز . ربما أن النظام الضوئي ١ من التمثيل

الضوئي ضروري لاختزال النترات حيث أن هذه العملية تشجع اختزال $NADP^+$.

وجد بيلسون وهاربر (29) Paulsen and Harper أن نقص الكالسيوم في بادرات القمح (قمح الحبز العادى *Triticum aestivum*) يؤدي عادة إلى تراكم كمية كبيرة من النيتريت وهذا يسبب تثبيط تمثيل إنزيم اختزال النترات ، لذلك فقد اقترحا هذان العالمان أن تراكم النيتريت لا يرجع إلى أى تأثير لنقص الكالسيوم على إنزيم اختزال النيتريت ولكنه يرجع إلى منع العبور بين الخلولى للنيتريت المتسبب عن هذا النقص . وكما يوجد لإنزيم اختزال النترات فى السيتوبلازم ، بينما يسكن إنزيم اختزال النيتريت فى البلاستيدات الخضراء (32) . ويعتبر الكالسيوم من العوامل اللازمة والمكملة وظيفياً لأغشية خلايا النبات (10) . ومع الأخذ فى الاعتبار مكان وجود إنزيم اختزال النيتريت وتأثير الكالسيوم على الأغشية الخلوية النباتية يمكننا التكهن بعدم تحرك وانتقال النيتريت داخل الخلية إلى البلاستيدات الخضراء فى تلك النباتات التى تعاني من نقص الكالسيوم . وتثبيط التحرك هذا يمكن أن يسبب تراكم النيتريت فى السيتوبلازم والذي يعنى أيضاً تثبيط تمثيل لإنزيم اختزال النترات *nitrate reductase* .

قد تم عزل إنزيمات اختزال النيتريت من كل من الأنسجة الخضراء حيث تسكن تلك الإنزيمات البلاستيدات الخضراء ، وأيضاً من الأنسجة اللا تمثيل ضوئية مثل جذور الطماطم والشعير وفلقات الذرة *Corn scutella* (8,32,33) وتعمل إنزيمات اختزال النيتريت البلاستيدى مع الفيريدوكسين المختزل *reduced ferredoxin* ، $NADH$ أو $NADPH$ كمانح للإلكترون ، أما تلك الإنزيمات الإختزالية من الأنسجة اللا تمثيل ضوئية لا تستطيع اكتساب الإلكترونات مباشرة من نيوكليوتيدات الريددين المختزلة *reduced pyridine nucleotides* (8) . وبالعكس فإن إنزيم إختزال النيتريت لبكتريا القولون المعروفة بالإشرشيا (*Escherichia coli*) تكتسب الإلكترونات مباشرة من نيوكليوتيدات الريددين المختزلة وبهذا الأسلوب فهي تشابه فى ذلك إنزيمات إختزال النيتريت البلاستيدى (21,22) . ال ATP والنحاس أو الحديد أو الإثئين معاً يمكنها أيضاً أن تشارك فى نشاط إنزيم إختزال النيتريت .



شكل ٨ - ٤ : رسم تخطيطي عام يوضح اختزال النترات والنيتريت .

شكل ٨ - ٤ يمثل تخطيط عام لعملية اختزال النترات ، وبالرغم من أن هذا التخطيط يوضح واحدة من أكبر الميكانيكيات شيوعاً في النباتات الخضراء إلا أنه بدون شك يوجد استثناءات .

يحتوي إنزيم اختزال النترات على البروتين الفلافيني (Flavin Protein) (FAD) والمولبدنوم والتي تعمل كحاملات للإلكترونات من NADH_2 إلى أوكسيجين NO_3^- . وبالرغم من أن الـ NADH_2 يعتبر المانح العادي للإلكترونات في بعض النباتات ، إلا أن بعض المانحات الأخرى مثل FADH_2 و FMNH_2 و NADPH_2 يمكنها أن تقوم هي الأخرى كمانحات للإلكترونات بالتالي (23) .

ويعتبر أيضاً إنزيم إختزال النيتريت (نيتريت ريدكتيز nitrite reductase) من الفلافوبروتين المعدني metalloflavoprotein . المركبات الوسيطة « أو المرحلية » بين NH_3 ، NO_2 فيعتقد أخيراً ارتباطها مع الإنزيم وقد اقترح مورفي وآخرين (24) Murphy and others أن إنزيم إختزال النيتريت ما هو إلا بروتين مفرد والذي يساعد إختزال NO_2 إلى NH_3 مباشرة من مختزلات النظام الضوئي I « أنظر الفصل الثالث عشر لشرح هذا النظام » . ربما يعمل الفريدوكسين المختزل أو reduced ferredoxin

نيوكليوتيدات البيريدين المختزل reduced pyridine nucleotide كإنحاث للإلكترون لا اختزال النيتريت كما يظهر أن ال ATP ضرورى للتنشيط .

النتروجين العضوى Organic Nitrogen

العديد من النباتات قادرة على إستخدام النتروجين العضوى بجانب النتروجين الغير عضوى كمصدر للنتروجين اللازم للنمو . فالعديد من الأحماض الأمينية والأميدات يمكن أن تزود النبات بإحتياجاته من النتروجين الميسر للنمو . كما تعتبر اليوريا مصدراً جيداً للنتروجين العضوى . هذه المركبات هى المصادر الأساسية العضوية الوحيدة التى يمكنها إمداد النبات بإحتياجاته من النتروجين بالكميات التى يحتاجها لنموه الطبيعى مع بعض الاستثناءات القليلة جداً . ومعظم نتروجين التربة يكون مرتبطاً على الصورة العضوية أساساً كبروتين . وينتج عن انحلال البروتين الأحماض الأمينية الحرة ، وإما أن تتأكسد تلك الأحماض الأمينية ويصبح نتروجينها على صورة أمونيا والتى تتأكسد بدورها إلى النترات قبل امتصاصها بواسطة النبات . أو أن الأحماض الأمينية ربما تستخدم مباشرة بواسطة النبات ، فالعديد من كائنات التربة الدقيقة يمكنها تمثيل الأحماض الأمينية وتنفس النباتات الراقية على هذا المصدر من النتروجين .

لم يلق تمثيل الأحماض الأمينية بواسطة النباتات الكاملة الإهتمام الكافى من العلماء ، إلا أن الإهتمام إنصب بدرجة أساسية على تمثيل الأحماض الأمينية بواسطة الأنسجة النباتية التى تنمو فى مزارع الأنسجة المعقمة . وقد دلت الأبحاث المبكرة التى قام بها وايت White (48) أن أحماض أمينية معينة يمكن أن تعمل كمصدر للنتروجين لجذور الطماطم المقطوعة . منذ تلك التجارب الرائدة لوايت فقد ثبت أن الأحماض الأمينية يمكنها أن تمتص بواسطة مختلف الأنسجة النباتية .

قد ثبت أن رش اليوريا $\text{NH}_2\text{—}\overset{\text{O}}{\parallel}\text{C}\text{—}\text{NH}_2$ على الأوراق هى الطريقة الفعالة لعلاج نقص النتروجين فى العديد من النباتات (19) . ويعتقد أن أول خطوات الإستفادة من اليوريا هو التحلل المائى السريع بواسطة إنزيم اليوريز Urease لتنتج الأمونيا وثانى أكسيد الكربون (27) :



اقترح العديد من الباحثين أن اليوريا يمكن في بعض الحالات تمثيلها مباشرة دون تحليلها مائياً إلى الأمونيا وثاني أكسيد الكربون . والطريق الوحيد المحتمل في اتحاد جزئى اليوريا هو اندماجه مع الأورنيثين ornithine (حمض أمينى) لتكوين الحمض الأمينى الأرجينين arginine (46, 17, 7) ، إلا أن الملاحظات المقنعة لهذا الطريق لم تثبت بعد .

النروجين الجزئى Molecular Nitrogen

إلى حد بعيد ، فإن معظم الإمداد الوفير من النروجين يوجد في القشرة الأرضية والصخور والرسوبيات (من ١٧,٥ إلى ١٨,٤ × ١٥١٠ طن) أما الإحتياطى الكبير الذى يقع في المرتبة الثانية للنروجين الجزئى (N_2) فيوجد في الغلاف الجوى (من ٣,٥ إلى ٤,٠ × ١٥١٠ طن) . وبالرغم من هذه الكمية الهائلة من النروجين الجزئى في الطبيعة إلا أن نسبة قليلة من النباتات تستطيع تثبيت أو تمثيل هذا الإمداد الوفير من النروجين ، وهذه النباتات دنيئة التركيب ، مثل مجموعة معينة من البكتريا والطحالب الخضراء المزرققة . وبالرغم من أن النباتات الراقية لا تستطيع الإستفادة من النروجين الجزئى بطريقة مباشرة ، إلا أن بعضها يستطيع الإستفادة بطريقة غير مباشرة من خلال وساطة الكائنات الدقيقة في التربة . قبل إمكان إستخدام النروجين الجزئى « N_2 أو نروجين الغلاف الجوى » بواسطة معظم النباتات فلا بد من تحويله إلى النترات (NO_3^-) ، والأمونيا (NH_3) أو الأمونيوم NH_4^+ « الصورة الكيتونية للأمونيا (NO_3^-) يتم تحويل CO_2 إلى NH_4^+ لا تكافلياً وتعرف هذه الحالة بتثبيت النروجين لا تكافلياً (asymbiotic nitrogen fixation) أو تثبيت النروجين بما يسمى الكائنات الحية الحرة - أو الكائنات التى لا ترتبط مع غيرها . كما يمكن أن يتحول النروجين الجزئى إلى الأحماض الأمينية بواسطة تكافلية تثبيت النروجين Symbiotic nitrogen fixation » تثبيت النروجين بواسطة الكائنات الحية المرتبطة تكافلياً مع بعضها » . لذلك فإن N_2 يصبح ميسوراً للنبات بتثبيت النروجين ، وهذه العملية ماهي إلا إختزال N_2 إلى NH_4^+ وتحدث هذه العملية دائماً بواسطة الكائنات الدقيقة الأولية Prokaryotic organism .

تثبيت النروجين لا تكافلياً Asymbiotic Nitrogen Fixation

عُرف تثبيت النروجين بواسطة الكائنات الحية في النصف الأخير من القرن التاسع عشر . فقد تمكن جودن (Jodin) سنة ١٨٦٢ من ملاحظة فقد للنروجين الجوى والأوكسجين في نظام مغلق يحتوى على محلول غير معقم ومصدر للكربون . قد لاحظ

بيرثلوت (Berthelot) عام ١٨٨٥ أن النتروجين المثبت في عينة من التربة الغير معقمة يمكن تقديره بالتحليل الكيميائي وهذا التثبيت يزداد بمرور الوقت . وبالرغم مما تقدم فإن الفضل الأول يرجع إلى وينجرادسكى Winogradsky سنة ١٨٩٤ الذى تمكن من عزل البكتريا اللاهوائية المثبتة للنتروجين الجزئى ومشاهدتها والمعروفة بإسم الكلوستريديم (Clostridium pastorianum) .

في عام ١٩٠١ تمكن العالم بيجرينك Beijerinck من عزل إثنين من الكائنات الدقيقة الحرة المثبتة للنتروجين وهما (Azotobacter chroococcum) و (Azotobacter agile) وهما من البكتريا الهوائية . ومنذ ذلك التاريخ فقد وجدت العديد من الأنواع التابعة للآزوتوباكتر والمثبتة للنتروجين . ويمكن أيضاً أن يثبت النتروجين الحر بواسطة عدد كبير من الطحالب الخضراء المزرق . وسوف نشرح باختصار الاحتياجات والمثبطات والكيمياء الحيوية لتثبيت النتروجين الجزئى .

الظروف البيئية اللازمة لتثبيت النتروجين

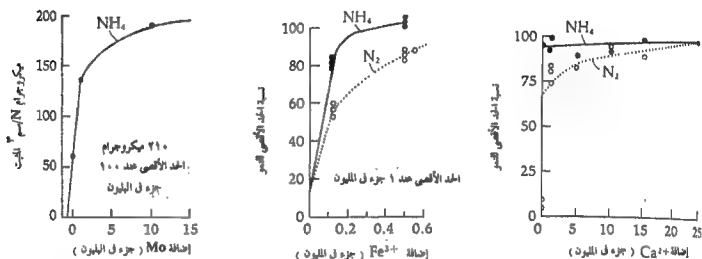
Environmental conditions necessary for nitrogen fixation :

لا تحتاج عملية تثبيت النتروجين إلى إحتياجات خاصة بالكائن الحى المثبت للنتروجين سوى الظروف البيئية اللازمة للنمو الجيد للكائن المثبت للنتروجين ، باستثناء إحتمال واحد فقط اللهم إلا الإحتياجات إلى تلك الكميات من العناصر المعدنية اللازمة لزيادة تثبيت النتروجين . وقد أجمع العديد من الباحثين أنه من الثابت الآن أن عناصر المولبدنيوم والحديد والكلسيوم تحتاجها تلك العملية بكميات أكبر عند استخدام النتروجين الجزئى عن تلك اللازمة عند استخدام النتروجين الأمونيومى . وبالتالي فقد اقترح أهمية تلك العناصر في عملية تثبيت النتروجين . ويوضح كل من شكل ٨ - ٥ وجدول ٨ - ١ تأثير التركيزات المختلفة لهذه العناصر الثلاثة على نمو الآزوتوباكتر الفنلندية (Azotobacter vinelandii) .

وقد تناولت معظم البحوث المركزة عن إحتياجات هذه العناصر الثلاثة لتثبيت النتروجين على تلك الإحتياجات لعنصر المولبدنيوم أما عن تلك الإحتياجات من عنصرى الحديد والكلسيوم فلم تلق الاهتمام الكافى . وقد أوضح ويلسون (50) Wilson أن الإحتياجات من المولبدنيوم قد حددت لكل كائن مثبت للنتروجين على حده .

تثبيط تثبيت النتروجين : Inhibition of nitrogen fixation : يمكن تقسيم تثبيط النتروجين إلى ثلاث محاور - ١ - تثبيط فى الأيض الخلوى - ٢ - تثبيط بالهيدروجين

الجزئى - ٣ - تثبيط بالنيتروجين المرتبط . لما كان النمو الجيد مرتبط بتثبيت النيتروجين لذلك فلا يوجد أدنى شك فى أن مثبطات الأيض الخلوى أيضاً مثبطات لتثبيت النيتروجين .



شكل ٨ - ٥ : تأثير Mo و Fe³⁺ و Ca²⁺ على نمو الأزوتوباكتر الفلندية (*Azotobacter vinelandii*) .
الاحتياجات من المولبدنوم والحديد والكلسيوم أكبر عند استخدام النيتروجين الجزئى عن استخدام الأمونيا .

عن : P.W. Wilson, 1958. A vmbiotic nitrogen fixation. In W. Ruhland, ed., Encyclopedia of Plant Physiology 8:9 Berlin: Springer.

جدول ٨ - ١ : احتياجات المولبدنوم لتثبيت النيتروجين الجزئى بواسطة الأزوتوباكتر الفلندية (*Azotobacter Vinelandii*) وجميع القيم كتبت كميكروجرام N مثبت لكل ملليمتر .

NH ₄ ⁺		N ₂		التجربة
بدون إضافة	بإضافة	بدون إضافة	بإضافة	
Mo	Mo	Mo	Mo	
200	201	50	205	I
301	279	58	212	II

After R.G. Esposito as reported by P.W. Wilson (1958) in W. Ruhland, ed., Encyclopedia of Plant Physiology 8:9. Berlin: Springer.

مصدر هذه البيانات عن :

من الحالات الخاصة المثبطة للأيض والتي تؤثر بشدة على تثبيت النتروجين هو أول أكسيد الكربون CO المثبط لعملية التنفس ، فقد دلت الملاحظات أن عملية تثبيت النتروجين أكثر حساسية لسمية CO من عملية التنفس (57) . يمكن الاستنتاج من ذلك أن أول أكسيد الكربون ربما يثبط عملية تثبيت النتروجين بطريقة مباشرة أكثر منها غير مباشرة خلال عملية التنفس .

الهيدروجين الجزئى يعمل كمثبط متخصص لتثبيت النتروجين وهو لا يشابه في ذلك أول أكسيد الكربون . ونحن نعى بهذا أن التثبيط يلاحظ فقط عندما يكون المصدر الوحيد للنتروجين هو النتروجين الجزئى ولا تضاف صور أخرى من النتروجين المرتبط (52,53) ، وقد أقترح تفسيران لهذا التثبيط : ربما يتنافس الهيدروجين فيزيقياً مع النتروجين على السطوح الفعالة النشطة لبعض الإنزيمات التى تصاحب تثبيت النتروجين ، أو أن هذا التثبيط ربما يرجع إلى وظيفة إنزيم الهيدروجيناز $hydrogenase$ في تثبيت النتروجين .

وقد نال التفسير الثانى معظم الإنتباه حيث توجد شواهد غير مباشرة عن الصلة بالهيدروجيناز تلك الإنزيم الذى يستخدم الهيدروجين الجزئى كإداة للتفاعل مع تثبيت النتروجين . فعلى سبيل المثال يزداد الهيدروجيناز زيادة ملحوظة فى الآزوتوباكتر «بكتريا التآزت - *Azotobacter*» و *Rodospirillum* عندما تغذى هذه الكائنات بالنتروجين الجزئى بدلاً من النتروجين المرتبط (13,14) . ينتج طحلب الكلوريللا (*Chlorella Pyrenoidosa*) إنزيم الهيدروجيناز النشط عند نقله إلى جو من الهيدروجين (36,37) . وقد أيد وساطة هذا الإنزيم في إختزال النيتريت في طحلب الكلوريللا (37) .

يثبط تثبيت النتروجين على وجه العموم بواسطة الأمونيا أو تلك المركبات السهلة التحول إلى الأمونيا مثل النترات أو النيتريت . تلك المركبات لا تدخل في ميكانيكية تثبيت النتروجين ولكنها فقط تفضل في الإستهلاك عن النتروجين الجزئى كمصادر للإمداد بالنتروجين . وبمعنى آخر لو أن كل من النتروجين الجزئى والنتروجين المرتبط يوجدان جنباً إلى جنب فإن النتروجين المرتبط سوف يُفضل في الإستخدام عن النتروجين الجزئى ، ومع ذلك فإن كلاً من الصورتين النتروجينيتين ربما تستخدمان في آن واحد وهذا ما يحدث عادة .

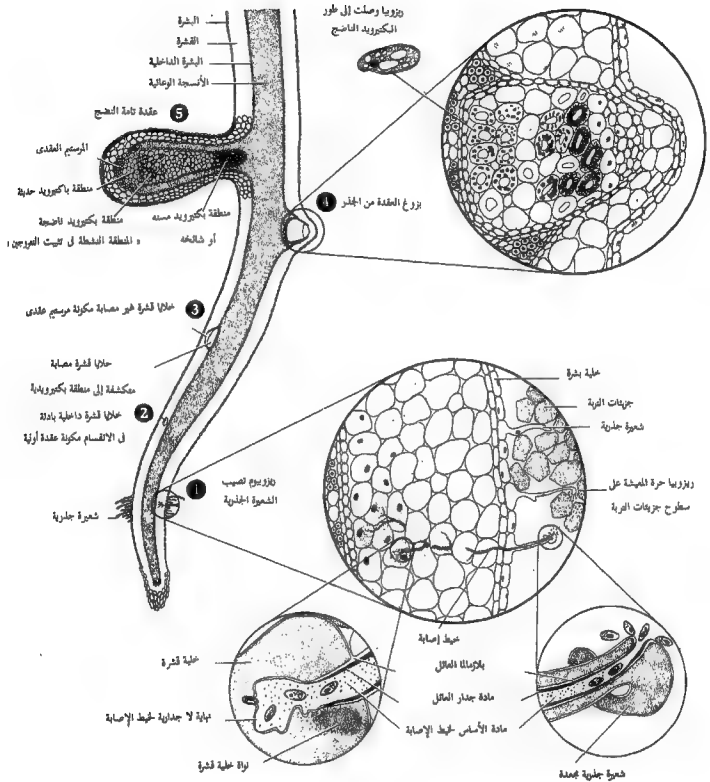
مازالت معلوماتنا عن سلسلة خطوات تثبيت النتروجين ضئيلة وسطحية ، وقد أوضحت التجارب المستخدم فيها المشابه الذرى الثابت ^{15}N بمالا يدع مجالاً للشك أن

الأمونيا تختل وضعاً مميزاً في هذه السلسلة . إلا أن السؤال الهام عن تلك المركبات الوسطية التي تتكون بين النروجين الجزيئي والأمونيا لم يجاب عليه حتى الآن بإقناع .

تثبيت النروجين تكافلياً Symbiotic Nitrogen Fixation

مجموعة كبيرة نسبياً من النباتات خاصة البقوليات تحصل على النروجين المثبت تكافلياً بمصاحبة بكتريا التربة من جنس الرايزوبيوم *Rhizobium* (أنظر شكل ٨ - ٦) . في نبات الحور *alder* تكون العلاقة التكافلية مع أنواع معينة من جنس الأكتينومييسيس *Actinomyces* . وفي كلتا الحالتين ليس لأى من الكائنين النباتيين « العائل والبكتريا » القدرة على تثبيت النروجين بمفرده دون إعتداع كل منهما على الآخر . والعلاقة التكافلية بين البقوليات والرايزوبيوم تظهر أنها تخصص نوعي Species-Specific . عندما يصيب نوع معين من الرايزوبيوم البقوليات لا يعنى ذلك تثبيت النروجين . والمكان الحقيقي لتثبيت النروجين يكون في العقد التي تتكون في جذور النبات البقولي كنتيجة لاختراق الرايزوبيا . من خلال تلك العقد يمد الكائن الدقيق العائل بالنروجين المثبت « المختزل » أما النبات العائل فيمد الكائن الدقيق بالكربوهيدرات الدائبة .

ويكون مظهر المنفعة لهذا الارتباط هو استحثاث واستمالة نمو خلايا الجذر نتيجة لاختراق هذه البكتريا لجذور العائل . وقد لاحظ الباحثون عادة تراكم وتجمع بكتريا التربة بالقرب من جذور النبات وخاصة جذور النباتات البقولية ، وربما يرجع هذا التراكم بسبب إفرازات جذور النبات لعوامل نمو معينة إلى التربة . حينئذ أما أن تحترق البكتريا قمة الشعيرة الجذرية اللينة نسبياً أو أن تغزو محطمة وممزقة تلك الشعيرات ويتقدم خيط الإصابة خلال أنسجة القشرة حتى المنطقة الوسطية من البشرة الداخلية والبيسيكل وتبدأ الخلايا في البشرة الداخلية « أندودرمس » والبيسيكل في الانقسام وتنمو العقدة بسرعة وتأخذ طريقها إلى سطح الجذر . والملاحظة الوحيدة الجديرة بالذكر وأول من شاهدها هو وييف وكوبر *Wipf and Cooper* (55) في عام ١٩٣٨ وهى أن خلايا العقدة تحتوى على ضعف عدد الكروموزومات الموجودة في الخلايا الجسمية للنبات . وقد أوضح وييف وكوبر في دراسة أجريت فيما بعد (56) على تكوين العقدة في البسلة *pea* والحمص الجبلى *Vetch* أن نجاح تكوين العقدة يحدث فقط عندما تغزو البكتريا الجذر عقدية الخلايا المحتوية على ضعف عدد الكروموزومات بالنسبة لخلايا النبات الجسمية . هذه الخلايا تنبه إلى النشاط المرستيمي نتيجة للغزو وتكون العقدة . إذا لم توجد الخلايا ذات العدد الكروموزومى المضاعف في منطقة الجذر المختترقة بواسطة



شكل ٨ ٦ : إختراق الريزوبيا *rhizobia* للشعيرة الجذرية لنبات بقولي . تتجعد الشعيرة عند قمتها ثم تصاب بالطور الخيطي وفي النهاية تتكون العقدة .



شكل ٨ - ٧ : العقد على جذور البرسيم . مهداة من B.W. Pennypacker and W.A. Kendal, The Pennsylvania State University, and USDA Regional Pasture research Laboratory.

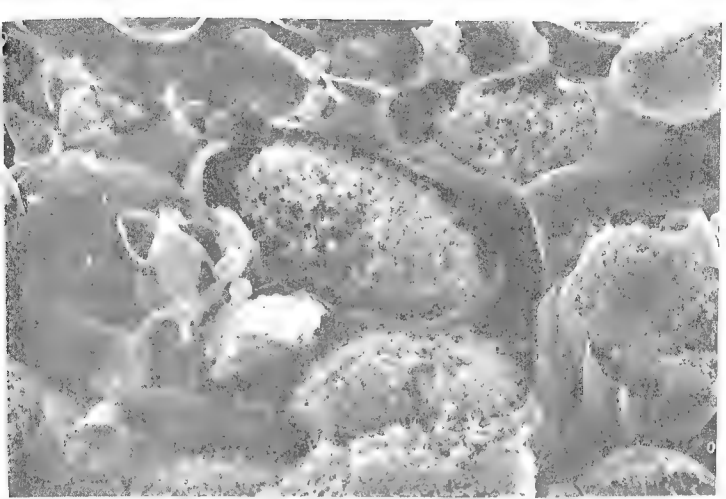
خيط الإصابة فلا تتكون العقدة . شكل ٨ - ٧ يبين جذور البرسيم وعليها العقد وشكل ٨ - ٨ فهو صورة تفصيلية إلكترونية دقيقة مجسمة للعقد الجذرية المصابة للزيتون الخريفى autumn olive .

العوامل « أو العامل » المسبب للنمو الغزير للخلايا المكونة للعقدة الجذرية غير معروف الآن . ومن المعروف أن الريزوبيا تفرز الهرمون النباتي المسمى أندول حمض الخليك (IAA) Indol acetic acid ، إلا أن العديد من كائنات التربة الدقيقة لها القدرة على إنتاج الـ (IAA) هذا ولكن ليس لها القدرة على تكوين عقد .

البقلهيموجلوبين وميكانيكية تثبيت N_2 تكافلياً في العقد

Leghemoglobin and Mechanism of Symbiotic N_2 Fixation in Nodules

وتمزق العقد الجذرية يؤدي إلى وجود صبغة حمراء اللون والتي تشبه في صفاتها



شكل ٨ - ٨ : صورة دقيقة إلكترونية تفصيلية مجسمة للأكتينومايسيت *actinomycete* والخلايا المصابة لعقدة جلد الزيتون الحريفى . مكبرة $\times 650$ عن D.Baker, W. Necomb, J.G.Torrey 1980 Characterization of an ineffective actinorhizal microsymbiont, Frankia Sp. Eull (Actinomycetales). Can. J. Microbiol. 26: 1072-89. Photo courtesy of D.Baker and E. Seling.

الهيموجلوبين لخلايا الدم الحمراء . تسمى تلك الصبغة الحمراء للعقد الجذرية بالبقلهيموجلوبين «منسوخة عن الإنجليزية leghemoglobin حيث أن الثلاث أحرف الأولى من الكلمة الإنجليزية legum وهى تعنى بقولى » وهذه الصبغة يبدو أنها مُنتج من معقد الريزوبيم والبقل ، حيث لا توجد الصبغة فى أى من الكائنين النامين بمفردهما (3) والعقد التى ينقصها البقلهيموجلوبين لا تستطيع تثبيت النتروجين . وقد لاحظ العديد من الباحثين (45) العلاقة بين تركيز البقلهيموجلوبين ومعدل تثبيت النتروجين والتى قادتنا إلى العلاقة المؤكدة بين البقلهيموجلوبين وتثبيت النتروجين التكافلى . والبقلهيموجلوبين حامل للأوكسجين ، والأوكسجين (O_2) لازم لسلسلة إنتقال الإلكترون للريزوبيوم باكتيرويد «المستعمرة الريزوبية فى العقدة البكتيرية للعائل » أنظر شكل ٨ - ٩ . وبسبب شراعتها الشديدة جداً للأوكسجين فإن

البقلهيموجلوين يمد العقد الجدر بكتيرية بالأوكسجين بسرعة حتى تحت النقص الشديد في مستوى الأوكسجين الحر (14) . وتدل الملاحظات أيضاً أن البقلهيموجلوين يحفظ مستوى الأوكسجين الجزئى منخفضاً في البكتيريود bacteriod ، هذه الوظيفة للبقلهيموجلوين في غاية الأهمية لأن إنزيم النتروجينيز Nitrogenase حساس جداً إلى وجود O_2 ويفقد نشاطه في وجوده (O_2) وعدم قدرة العقد الخالية من البقلهيموجلوين على تثبيت الأوكسجين نتيجة لهذه الظروف وبالتالي لا تستطيع تثبيت النتروجين تحت ظروف وجود O_2 حر .

شكل ٨ - ٩ يوضح الخطوات الكيميائية لتثبيت النتروجين تكافلياً . ويحفر إختزال النتروجين إلى الأمونيا بواسطة معقد من الإنزيمات يعرف بالنيتروجينيز (31, 30) Nitrogenase . ويظهر أن بعض المغذيات الدقيقة أساسية لهذه العملية مثل الحديد والنحاس والكوبلت والمولبدنيوم . أما الإحتياجات للحديد فقد ترجع إلى أهميته في تركيب البقلهيموجلوين بينما النحاس لازم أيضاً في تمثيل البقلهيموجلوين ، أما الكوبلت فهو جزء أساسى لفيتامين ب B_{12} وهو مركب يمكن أن يدخل في تكوين البقلهيموجلوين واحتمال ذلك ربما من خلال سلسلة البريونيت Propionate Pathway أما إحتياجات الكوبلت فقد تأكدت فقط في تلك النباتات التي تستطيع تثبيت النتروجين الجزئى (11) . لو أن النتروجين المرتبط « مثل النترات أو الأمونيا » يقدم إلى النباتات البقولية المثبتة للنتروجين تكافلياً فليس هناك أى حاجة إلى الكوبلت (2-1) . أما وظائف المولبدنيوم هو تبادل الإلكترونات كمكتسب للإلكترون ومالح له في إختزال النتروجين إلى أمونيا .

وكما هو موضح بشكل ٨ - ٩ فإن N_2 يختزل إلى الداى أميد $(\text{HN}=\text{NH})$ diimide (إيميد أى مركب يشتق من الأمونيا بإحلال ذرتي هيدروجين) ثم إلى الهيدرازين $(\text{NH}_2-\text{NH}_2)$ ثم إلى الأمونيا (NH_3) . وعملية إختزال N_2 يمكن تلخيصها فيما يأتي :

١ - يظهر أن الإلكترون والهيدروجين يُمنحان خلال الفيريدوكسين Ferredoxin [أو أى مختزل آخر لنظام نقل الإلكترون ودورة كربس (أنظر الفصلين الثالث عشر والسادس عشر)] إلى البكتيريود « المستعمرة البكتيرية في العقدة الجلدية (bacteriod) » .

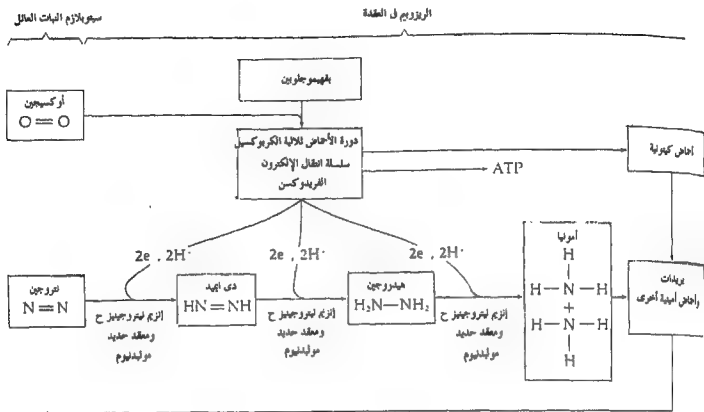
٢ - يمد هذا البكتيريود بالـ ATP بواسطة الأكسدة الفسفورية «أنظر الفصل السادس عشر» .

- ٣ - يلزم الـ ATP في إنتقال الإلكترونات من معقد البروتين الحديدي إلى Fe Mo لاحديد موليبدنيوم «ح مو» لنظام النيتروجينيز إلى عملية الإختزال (54) .
 - ٤ - تنتج دورة كربس للبكترويد الأحماض الكيتونية التي تدخل في تفاعلات مع NH_3 لتكوين أحماض أمينية . ومعظم تلك الأحماض الأمينية تنتقل إلى العائل .
 - ٥ - يعمل البقلهيموجلولين على نقل الأوكسجين لتوليد الـ ATP .
 - ٦ - معقد إنزيم النتروجينيز والذي ماهو إلا معقد حديد بروتيني يتوسط إنتقال الإلكترونات والفريدوكسين إلى معقد البروتين حديد موليبدنيوم حيث من المحتمل أن يأخذ إختزال N_2 طريقة .
- الطحالب الخضراء المزرقة أيضاً من مثبتات النتروجين . وربما في المستقبل القريب سوف تبني نظم الزراعة على مزارع الطحالب المثبتة للنتروجين وأحد المحاصيل النباتية . وقد توصل العلماء في جامعة كاليفورنيا في دافز California at Davis إلى زراعة الطحالب الخضراء المزرقة بنجاح في مزارع الأرز^(١) .

التحويلات النيتروجينية في التربة Nitrogen Converters in Soil

ربما تحدث أكسدة الأمونيا إلى النتريت في التربة خلال وساطة مجموعتين من البكتريا : النيتروزوموناس Nitrosomonas والنيتروباكتري Nitrobacter . وتحصل تلك الكائنات الدقيقة على الطاقة اللازمة لنموها خلال أكسدة الأمونيا أو النيتريت . ومعنى آخر فإن كلا من النيتروزوموناس والنيتروباكتري بكتريا ذاتية التغذية antrophic وتحتاج فقط إلى المواد الغير عضوية لنموها . مع إختلاف واحد كبير ، هذا النوع من النمو مشابه لذلك الذي يوجد في النباتات الخضراء . هذا الخلاف يكمن في كون النباتات الخضراء تستمد طاقتها من الضوء الشمسي ، أما في بكتريا النتريت nitrification فإن الطاقة المستخدمة تستمد من أكسدة الأمونيا أو النيتريت . وقد عزلنا كلا من هذين الكائنين الدقيقين في عام ١٨٩١ بواسطة ونجرادسكي Winogradsky . وقد أوضح أن النيتروزوموناس تستطيع تحويل الأمونيا فقط إلى النيتريت أما تلك النيتروباكتري لازمة

(١) يعرف هذا النوع من التسميد بالتسميد البيولوجي وقد ظهر حديثا اتجاه إلى هذا اللون من التسميد لتوفير الطاقة اللازمة لصناعة الأسمدة الأزوتية الكيميائية وأيضاً لتقليل تلوث التربة الزراعية بالأسمدة الكيميائية خاصة بعد ظهور أزمة الطاقة .



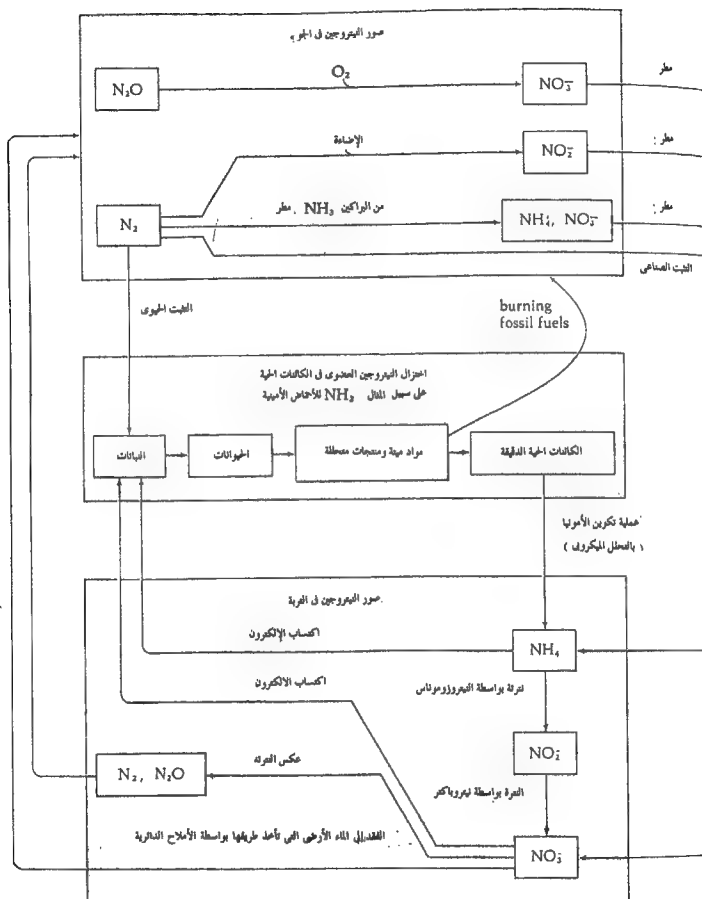
شكل ٨ : معظم تفاعلات تثبيت N₂ الذي يأخذ طريقة في مستعمرة الريزوم بكتيريوم كما تحفز بواسطة إنزيم النيتروجيناز ومعدني الحديد والبروتين والحديد موليبدوم بروتين .

للمزيد من تحول النيتريت إلى نترات . وتسمى عملية تحول الأمونيا إلى النيتريت وأيضاً نترات بعملية النترته nitrification



يحدث أيضاً تحول للنترات إلى أكسيد النيتروز (N₂O) وغاز النيتروجين من خلال وساطة أصناف كائنات التربة الدقيقة وتعرف هذه العملية بعكس النترته denitrification . عملية عكس النترته والتي تنتهي بخروج غاز النيتروجين إلى الغلاف الجوي تكمل الدورة المعقدة للنيتروجين في الطبيعة . كمية صغيرة من النيتروجين المثبت تدخل التربة عن طريق الأمطار الرعدية (noinstorms) . أما الكمية العظمى من النيتروجين المثبت فتدخل التربة عن طريق الكائنات الدقيقة المثبتة للنيتروجين الجزئى . تأخذ النباتات النيتروجين المثبت هذا تحوله إلى العديد من المركبات النيتروجينية العضوية

للنبات . هذا النتروجين العضوى النباقى يدخل فى إغناء نتروجين الحيوانات المتغذية على النبات ، حيث لا تستطيع الحيوانات تحويل النتروجين الغير عضوى إلى الصورة العضوية ولا بد لها أن تبتلع النتروجين العضوى المتكون والمجهز من قبل كمركبات أسنانية فى تغذيتها . وعند موت تلك الحيوانات والنباتات فإن النتروجين العضوى بها يعود إلى التربة من خلال ميكروبات تحليلية وتنتج الأمونيا ثم تتحول الأمونيا بسرعة بواسطة عملية النترنة ، والنترات حيثئذ إما أن تُيسر للتغذية النباتية أو تتحول إلى غاز النتروجين فى عملية عكس النترته . شكل ٨ - ١٠ يمثل تخطيط لهذه الدورة «وهى ما تعرف بدورة النتروجين فى الطبيعة» .



شكل ٨ - ١٠ : دورة النيتروجين

أسئلة

- ٨ - ١ أذكر إنزيمين يشتركان في إختزال النتروجين في بعض النباتات ، وماهى العوامل الهامة التى تشترك في إختزال النترات بواسطة أحد هذين الإنزيمين ؟
- ٨ - ٢ ماهى الإختلافات الرئيسية بين الإنزيم «المحفزه» أو المستحث *inducible enzyme* والإنزيم الداخلى *Constitutive enzyme* ؟
- ٨ - ٣ أين يوجد في الخلية النباتية إنزيم إختزال النترات *nitrate reductase* وماهى العلاقة بين مكان وجوده ونشاطه ؟
- ٨ - ٤ أذكر العمليات التى تشترك في تيسير النتروجين للنبات .
- ٨ - ٥ ماهى المنفعة التى تعود على النبات والكائنات الدقيقة من العلاقات التكافلية للريزوبيا والبقوليات ؟
- ٨ - ٦ ما هو دور البقلهيموجلوبيين في العقد الجذرية ؟
- ٨ - ٧ أرسم تخطيط لعمليات تثبيت النتروجين التى تحدث بواسطة المستعمرة العقدية (*bacteriod*) للبقوليات .
- ٨ - ٨ ماهى فائدة زراعة البقوليات زراعيًا بجانب الحصول على محصولها ؟
- ٨ - ٩ إشرح عملية عكس النتريه .
- ٨ - ١٠ هل النتروجين متحرك في النبات ؟ وماهى المركبات التمثيلية الكبرى التى تحتاج إلى النتروجين لتخليها ؟
- ٨ - ١١ أذكر الكائنات الحية الدقيقة الهامة التى تلعب دورًا في دورة النتروجين . وما هو دورها المحدد في هذه الدورة ؟

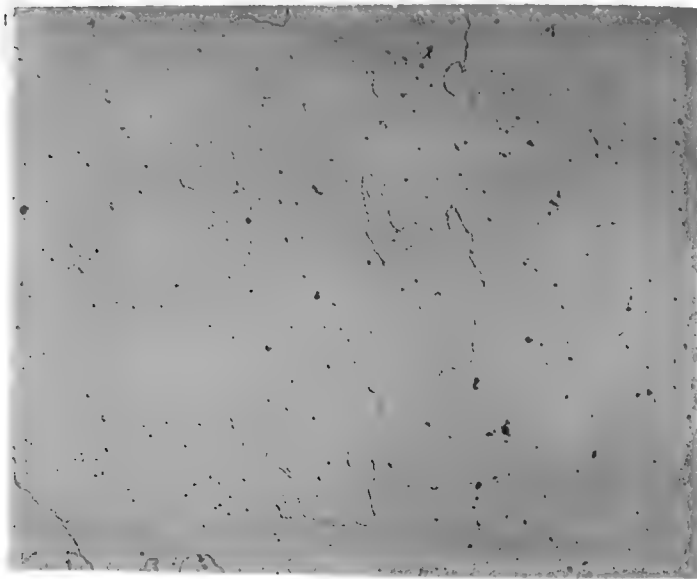
قراءات مقترحة

- Bauer, W.D. 1981. Infection of legumes by rhizobia. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:407-449.
- Brill, W.J. 1977. Biological nitrogen fixation. *Sci. Amer.* 236(3):68-81.
- Burris, R.H. 1976. Nitrogen fixation. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Guerrero, M.G., J.M. Vega, and M. Losada. 1981. The assimilatory nitrate-reducing system and its regulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:169-204.
- Hewitt, E.J., D.P. Hucklesby, and B.A. Notton. 1976. Nitrate metabolism. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Mengel, K., and E.A. Kirkby. 1978. *Principles of Plant Nutrition*. Int. Potash Inst., eds. Bern: Der Bund.
- Mortenson, L.E., and R.N.F. Thorneley. 1979. Structure and function of nitrogenase. *Ann. Rev. Biochem.* 48:387-418.
- Phillips, D.A. 1980. Efficiency of symbiotic nitrogen fixation in legumes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:29-49.
- Shanmugam, K.T., F. O'Gara, K. Andersen, and R.C. Valentine. 1978. Biological nitrogen fixation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29:263-276.



البروتينات والأجسام النووية

Proteins and Nucleic Acids



صورة إلكترونية دقيقة لجزء من الـ DNA المعكدي (mt DNA) من فول الصويا (Glycine max)

From R.M. Synenki, C.S. Levings, III, and D.M. Shah. 1978. Plant Physiol. 61:460



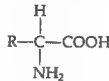
أصبح من الواضح خلال العقدین الأخيرین ، أن کیمیاء الأحماض النووية مُعبّر عنها خلال البروتينات أنها تُنظم الخصائص الكيميائية المعقدة للحياة وديناميكية التطور . وتمکن الأهمية العظمى لتأثير البروتينات في تلك الحقيقة في أن العديد منها ذو نشاط وظيفي كـ الإنزيمات ، والإنزيمات ذات أهمية حيوية لمعدل سرعة التفاعلات الكيميائية . على الرغم من حدوث عديد من التفاعلات الكيميائية في غياب الإنزيمات إلا أن هذه التفاعلات تكون بطيئة جداً ، وفي الحقيقة يمكن أن نذهب إلى أبعد من ذلك لنقول إن الإنزيمات والحياة متلازمان .

للبروتينات وظيفتان هامتان أخريتان ، حيث تعمل كأيون أيديروجين منظم hydrogen ion buffers ، وكمكونات تركيبية للخلايا structure components . وبسبب طبيعة إنتشارها الواسع كـ مكون وكوظيفة فإن الباحثين قد قاموا بدراساتها بتوسع . بالتأكيد أن كثيراً من الخصائص الهامة للبروتينات قد قادت العلماء إلى معلومات هامة عن كیمیاء المنظمات الخلوية أي الأحماض النووية .

سنتناول في هذا الباب الأحماض النووية والبروتينات ، آخذين في الاعتبار أن ما نفعله هو إلقاء ضوء مركز على تلك المركبات المحتوية على التتروجين ، حيث أنه في العقد الأخير قد ظهرت كثير من المعلومات عن البروتينات والأحماض النووية ، ونحن نتوقع مجموعة مماثلة من المعلومات الجديدة خلال العقد القادم .

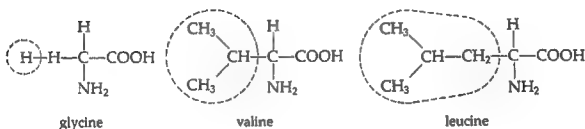
الأحماض الأمينية والأميدات Amino Acids and Amids

يوضح التحليل المائي بواسطة الأحماض الجزئية البروتين أنه يتركب من وحدات صغيرة متكررة هي الأحماض الأمينية Amino Acids . باستثناء حمضين أميين ثانويين فإن الأحماض الأمينية الموجودة في البروتين لها تركيب عام هو :



يصور هذا البناء الحمض الأميني الأولي والذي فيه مجموعة الأمين amino group (—NH₂) ترتبط مع ذرة الكربون ألفا α-Carbon المجاورة لمجموعة الكربوكسيل (—COOH) والاختلافات الفردية بين الأحماض الأمينية الأولية توجد في مجموعة R (R. group) والتي قد تختلف كليةً من حمض أميني لآخر ، مثال ذلك الأحماض الأمينية ، الجليسين Glycine ،

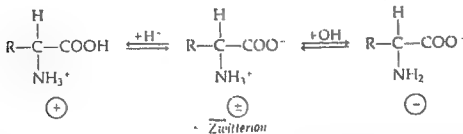
فالين ، Valine ، ليوسين Leucine لها مجموعة R (R. group) مختلفة تماماً . وتراكيب هذه الأحماض قد وُضحت مع مجموعة R داخل دائرة لكل منها .



الأحماض الأمينية الموجودة في بروتين النبات كنتيجة للأبحاث المكثفة بواسطة انعيد من الباحثين هي الجليسين^(١) Glycine والألئين alanine وفالين valine وليوسين leucine و ايزوليوسين isoleucine وسيرين serine و ثريونين threonine وفينيل ألانين phenyl alanine وتيروزين tyrosine وترتوفان tryptophan وسستاتين cysteine وميثونين methionine وبرولين proline وهيدروكسي برولين hydroxy proline وحمض الأسبرثك aspartic acid وحمض الجلوتاميك glutamic acid وهستيدين histidine وأرجنين arginine وليسين lysine .


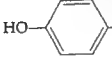
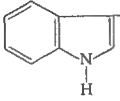
والرموز الخاصة بهذه الأحماض موضحة بجدول (٩ - ١) .

تعتبر البروتينات مُنظم أساسي في النظم الحية وذلك نتيجة للخواص الكيميائية للأحماض الأمينية الداخلة في تركيبها (لدراسة ملخص عن رقم الحموضة (pH) والمنظمات buffers أنظر الملحق ب) . بناءً عن رقم الحموضة للمحاليل فإن وظيفة كل من المجموعتين ألفا أمينو alpha amino والفا كربوكسيل alpha carboxyl الحمض الأميني ربما تظهر في واحدة من الصور التالية

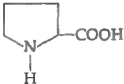
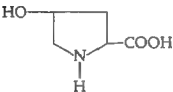
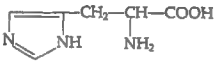


(١) يلاحظ أن أسماء الأحماض الأمينية تنتهي بمقطع ine وهو المقطع الأخير من كلمة amine (أحماض NH₂) فيما عدا الليل من الأحماض الأمينية .

جدول ٩ - ١ : الأحماض الأمينية الموجودة في بروتينات النبات ورموزها الكيميائية النهائية

الاسم	الرمز	أنماط الأحماض الأمينية
glycine	$\text{NH}_2-\text{CH}_2-\text{COOH}$	aliphatic
alanine	$\begin{array}{c} \text{CH}_3-\text{CH}-\text{COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	aliphatic
valine	$\begin{array}{c} \text{CH}_3 \\ \diagdown \\ \text{CH}-\text{CH}-\text{COOH} \\ / \quad \\ \text{CH}_3 \quad \text{NH}_2 \end{array}$	aliphatic
leucine	$\begin{array}{c} \text{CH}_3 \\ \diagdown \\ \text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\ / \quad \\ \text{H}_3\text{C} \quad \text{NH}_2 \end{array}$	aliphatic
isoleucine	$\begin{array}{c} \text{CH}_3-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{CH}-\text{COOH} \\ \quad \quad \quad \\ \quad \quad \text{CH}_3 \quad \text{NH}_2 \end{array}$	aliphatic
serine	$\begin{array}{c} \text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\ \quad \\ \text{OH} \quad \text{NH}_2 \end{array}$	aliphatic
threonine	$\begin{array}{c} \text{CH}_3-\text{CH}-\text{CH}-\text{COOH} \\ \quad \\ \text{OH} \quad \text{NH}_2 \end{array}$	aliphatic
phenylalanine	 $\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH}$ NH_2	aromatic
tyrosine	 $\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH}$ NH_2	aromatic
tryptophan	 $\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH}$ NH_2	aromatic
cysteine	$\text{HS}-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH}$ NH_2	S-containing

تابع جدول ٩ - ١

الاسم	الرمز	نشاط الأحماض الأمينية
methionine	$\text{CH}_3-\text{S}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\underset{\text{NH}_2}{\text{CH}}-\text{COOH}$	S-containing
proline		secondary
hydroxyproline		secondary
aspartic acid	$\text{HOOC}-\text{CH}_2-\underset{\text{NH}_2}{\text{CH}}-\text{COOH}$	acidic
glutamic acid	$\text{HOOC}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\underset{\text{NH}_2}{\text{CH}}-\text{COOH}$	acidic
histidine		basic
arginine	$\text{H}_2\text{N}-\underset{\text{NH}}{\text{C}}=\text{NH}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\underset{\text{NH}_2}{\text{CH}}-\text{COOH}$	basic
lysine	$\text{H}_2\text{N}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\underset{\text{NH}_2}{\text{CH}}-\text{COOH}$	basic

وكما هو واضح فإن الحمض الأميني يمكن أن يوجد كزويتريون^(١) أى كجزيء يحتوي على كل من الشحنة السالبة والشحنة الموجبة ، وفى هذه الصورة فإن الحمض الأميني يكون ذا قطبين ويعتبر أمفوتيريك^(٢) Amphoteric ، أى أنه يمكن أن يعمل كحامض أو كقاعدة . ورقم الأس الأيلروجيني الذى عندها توجد صورة الزويتريون يعبر عنها

(١) أى أيون ذو شحنتين الموجبة والسالبة .

(٢) قد تعرف عربيا باسم المركبات المشددة .

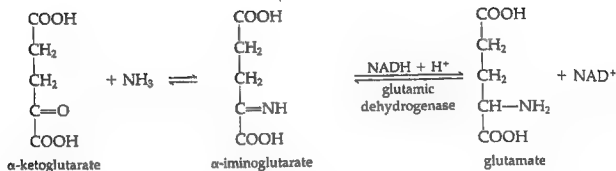
بنقطة التعادل الكهربى isoelectric point ، أى أن الصورة المتعادلة كهربياً للأحماض الأمينية تكون محصلتها صفر من الشحنتين ولا تتحرك إذا وضعت تحت تأثير الفصل الكهربى electrophoresis. فى محلول شديد القاعدية عن نقطة التعادل الكهربى فإن الحمض الأمينى يكون أنيون وذلك بسبب سيادة $\text{NH}_2^-/\text{COO}^-$ كمجموعات عمل فعالة . وعلى النقيض فى حالة المحلول العالى الحموضة (pH منخفضة) عن نقطة التعادل الكهربى فإن الحمض الأمينى يكون كالكتيون وذلك بسبب سيادة $\text{NH}_3^+/\text{COOH}$ كمجموعات عمل فعالة . نستطيع بسهولة تصور الفعل المنظم الهائل للبروتينات عندما نحسب الأعداد الوفيرة من الأحماض الأمينية .

تمثيل الأحماض الأمينية Amino Acids Synthesis

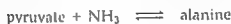
تعتبر الأحماض الأمينية بصفة عامة المنتجات الابتدائية فى تمثيل النروجين . والملاحظات التى تم الحصول عليها بتتبع تمثيل المغذيات غير العضوية المحتوية على ^{15}N قد أوضحت أنه فى أغلب الحالات أن المستقبل الابتدائى للنروجين هى الأحماض الفاكيتو الحرة فى السيتوبلازم α -Keto acids . Free . هذه الأحماض تكون مشابهة للأحماض الأمينية فيما عدا الأوكسيجين الذى يرتبط بالألفاكاربون α -carbon بدلاً من مجموعة الأمين . وسوف نناقش طريقين يمكن بواسطتهما أن يندمج النروجين مع الأحماض الألفاكتو .

الاختزال الأمينى Reductive Amination

توضح التجارب المستخدم فيها نظائر النروجين "المُعَلَّمة" أنه خلال المراحل المبكرة من تمثيل النروجين كان الجلوتاميت من أكثر المركبات "المُعَلَّمة" ظهوراً ، ومن هذه الملاحظة استنتج الباحثون أن هناك اتحاد مباشر للأمونيا مع الألفاكتو جلوتاريت α -ketoglutarate والمقابل لحمض الكيتوجلوتاميت keto acid of glutamate ، والتفاعل عكسى ومحصلته كما يلى :



ومن المحتمل أن التفاعل الأول يحدث تلقائياً ، لكن التفاعل الثانى يُحفز بواسطة إنزيم جلوتاميك ديهيدروجينيز glutamic dehydrogenase ويحتاج لوجود نيكوتين أميد أدينين ثنائى النيوكليوتيد المختزل reduced nicotinamide-adenine-dinucleotide (NADH + H⁺) للأهمية الرئيسية للجلوتاميت فى بناء الأحماض الأمينية الأخرى ، ولأن الجزء الأكبر من الجلوتاميت يتكون بهذه الكيفية بواسطة النبات ، لذلك فإن التفاعل يعتبر بالغ الأهمية بالنسبة للأبيض النيتروجينى فى النبات . ويمكن القول بأن المنفذ الرئيسى لنظام التحول الغذائى للنتروجين الغير عضوى ، وأن الانتشار الواسع لإنزيم جلوتاميك دى هيدروجينيز glutamic dehydrogenase فى النبات يؤيد بشدة الاستنتاج السابق . عملية الاختزال الأمينى كوسيلة لبناء أحماض أمينية أخرى غير الجلوتاميت تعتبر ذات أهمية محدودة . وتوجد ملاحظات غير مباشرة على إدخال الأمين المباشر للأوكسال خلات Oxaloacetate والبيروفات Pyruvate لتكوين أسبراتات aspartate وألنن alanine على التوالى . وبذلك يكون لدينا أربع طرق يتم بواسطتها إدخال النتروجين الأمينومى إلى مركبات عضوية لتكوين أحماض أمينية والتي تتضمن الفيرماريت لتكوين أسبراتات :



من هذه الطرق الأربعة ، يظهر أن طريقة إدخال الأمين إلى الألفا كيتوجلوتاريت هى التفاعل الرئيسى السائد فى تمثيل النتروجين بواسطة النبات .

النقل الأمينى Transamination

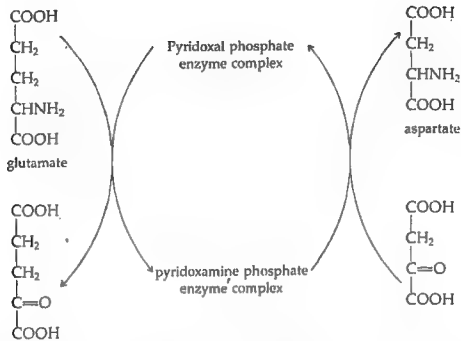
إن أهم تفاعل فى تفاعلات بناء الأحماض الأمينية هو النقل الأمينى ، والذي يتضمن

نقل مجموعة الأمين من حمض أميني إلى مجموعة كربونيل لحمض كيتوني عندما يغذى النبات بـ $^{15}\text{NH}_4$ فإن الحمض الأميني جلوتاميك المحتوى على ^{15}N (نيتروجين معلم) يكون بكمية كبيرة بالمقارنة بالأحماض الأمينية الأخرى مما يوحي بأن هذا التفاعل هو المفتاح الرئيسي للجلوتاميت في هذا التفاعل .

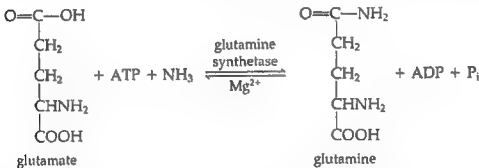
بعد الحصول على النيتروجين الغير عضوى والدخول أساساً خلال العملية الأمينية للألفا كيتوجلوتاريت فإن الجلوتاميت الناتج يكون معداً وميسوراً لتفاعلات النقل الأميني trans amination مع الأحماض الكيتونية لإنتاج الأحماض الأمينية المقابلة . إن تكون سبعة عشر حمضاً أمينياً مختلفة تأخذ طريقها خلال تفاعلات النقل الأميني مع الجلوتاميت (13)

والإنزيمات التي تنشط تفاعلات النقل الأميني تسمى ترانس أمينيزات-Trans aminases بينما إنزيمات النقل الأميني المتخصصة فيحدد تسميتها مادة التفاعل وناتج التفاعل معاً ، فمثلاً الإنزيم الذى ينشط نقل مجموعة أمين من حمض الجلوتاميك (مادة التفاعل) إلى مجموعة ، الكربونيل لحمض الأكسالوخلات ليتكون الأسبراتات aspartate (ناتج التفاعل) يُسمى جلوتاميك - أسبرتك ترانس أمينيز glutamic- aspartic transaminas بالرغم من أن تفاعلات النقل الأميني الذى يشمل حمض الجلوتاميك هو الأكثر شيوعاً في النبات إلا أن تفاعلات نقل أمين أخرى قد وُجدت . على سبيل المثال وجد الباحثون تفاعلات نقل الأمين في النباتات الراقية تشمل حمضى الأسبرتك والألانين . إلا أن الجزء الأعظم من تفاعلات نقل الأمين . تشمل الفاكيتوجلوتاريت أو الجلوتاميت كمكونات أساسية (9) .

توصل الباحثون إلى أن تفاعلات النقل الأميني تتضمن إشترك فسفات البيريدوكسال pyridoxal phosphate أو فسفات البيريدوكس أمين pyridoxamine phosphate كمرافق إنزيمى . يظهر أن فسفات البيريدوكسال يرتبط بإحكام مع الإنزيم وتكتسب مجموعة أمين من الحمض الأميني ليتكون فسفات بيريدوكس أمين pyridoxamin phosphate وبالتالي تطلق الحمض الكيتوني المقابل ، ثم يمرر فسفات البيريدوكس أمين pyridoxamin phosphate مجموعة الأمين إلى حمض كيتوني آخر ليتكون حمض أميني جديد وينفرد فسفات البيرودكسال. ولا بد أن يسير التفاعل كالتالى :



قبل أن نترك مناقشتنا لبناء الأحماض الأمينية يجب ذكر الأميدات (الأسبراجين Asparagin والجلوتامين glutamine) ، وهذه المركبات توجد بكمية عالية في عديد من النباتات ويظهر أنها تقوم بوظيفة نقل وتخزين النتروجين . ولبناء الجلوتامين glutamine فإن مجموعة هيدروكسيل لإحدى مجموعات الكربوكسيل لحمض الجلوتاميك تُستبدل بمجموعة أمين (NH_2) . والإنزيم الذى ينشط هذا التفاعل هو جلوتامين سينثيتيز glutamine synthetase والذى ينشط به (Mg^{2+}) كعامل معدنى مرافق (metal Cofactor) بالإضافة إلى ATP الذى يلزم حسب التفاعل التالى :

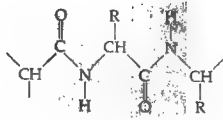


يُعتقد أن بناء الأسبراجين من الأسيرات يتم بنفس الطريقة ويحتاج إلى منشط معدنى metal activator و ATP . إلا أن إنزيم أسبراجين سينثيتيز Asparagine synthetase والذى لا بد أن ينشط هذا التفاعل ، لم يتم عزله من الأنسجة النباتية حتى الآن .

البروتينات Proteins

تتكون البروتينات من وحدات متكررة من الأحماض الأمينية ترتبط مع بعضها

بواسطة روابط تجمع مجموعة كربوكسيل لحمض أميني مع مجموعة أمين لحمض أميني آخر . هذا النموذج من الروابط والذي يتكرر عدة مرات في جزيء البروتين يُسمى « بالرابطة الببتيدية » (peptide bond) . كل مساحة مظلمة في الشكل التالي تضم أربع ذرات لرابطة ببتيدية :



المركب المتكون من حمضين أمينيين مرتبطين معاً بواسطة رابطتين ببتيديتين يسمى ثنائي الببتيد "di-peptide" ، والمتكون من ثلاثة أحماض أمينية يسمى ثلاثي الببتيد "tri-peptide" .. وهكذا . وعندما يرتبط عدد كبير من الأحماض الأمينية معاً بهذا الطراز فإن المركب الناتج يسمى « عديد الببتيد » polypeptide . وعندما نتأمل جزيء بروتين ربما يكون متكوناً من عشرين حمض أميني مختلف ، كل واحد منها ربما يوجد متكرراً عدة مرات وتتابع مختلف ، فيمكننا أن نحصل على فكرة عن مدى تعقيد وعن مدى حجم جزيء البروتين . وربما يتراوح حجم البروتينات ابتداءً من الوزن الجزيئي للأنسولين^(١) insulin الذي يكون ٦٠٠٠ إلى الوزن الجزيئي لعدة ملايين .

تركيب البروتين Protein structure

التركيب الأولي Primary structure : الخصائص الحيوية لجزيء البروتين لها ارتباط بتركيبه . والرابطة الببتيدية وتتابع الأحماض الأمينية المحددة تعطى البروتين بناءه الأولي . وبما أن العديد من البروتينات تحتوي على أكثر من سلسلة من عديدات الببتيد polypeptide chain فإن التوصيل بينها بروابط غير ببتيدية معينة ضرورية لجزء البروتين والرابطة ثنائية الكبريتيد (—S—S—) بين جزيئي السيستئين cysteine مهمة في هذا الخصوص . يوضح شكل ٩ - ١ صورة التركيب البنائي الأولي للبروتين الحيواني « الصغير » ألا وهو أنسولين البقر .

(١) الأنسولين هو ذلك الهرمون البروتيني الذي يدخل في تثبيط الكربوهيدرات ويسبب غيابه في الإنسان ظهور مرض السكر والمعروف علمياً باسم (diabetes) hyperglycemia

طراز الصفائح المطوية في العادة يأخذ مظهر سلاسل جارية في اتجاهات عكسية وغير متوازية anti parallel أو على شكل عروة معقودة (lopped) بطريقة بحيث أن الأجزاء الكبرى من السلسلة تسير متوازية (parallel pleated sheets) أى الصفائح المطوية المتوازية .

بالنسبة لما يسمى بالترتيب العشوائى random arrangement فإن التركيب الثانوى لعددادات الببتيد قد لا يبدى نظاماً هندسياً منتظماً ، ويرجع هذا الافتقار للتنظيم الهندسى عند السطح حيث من المرجح أنه ينتج من انطواء الاحماض الأمينية للسلاسل الجانبية أكثر من انطواء أو انشاء السلسلة الفقارية الببتيدية ، هذا بالإضافة إلى وجود الروابط الهيدروجينية ، وروابط الملح وقوى فان درفالز التى تساعد على الاحتفاظ بالبناء الحلزوني .

التركيب الثالث للبروتين tertiary structure : مع الانطواء التام أو افتراض للشكل النهائى للسلسلة فإن التركيب الثانوى يأخذ الشكل النهائى والخاص به . هذه الانطواءات أو الانثناءات الإضافية للتركيبات الثانوية المتنوعة والقطع العشوائية يعبر عنها بالتركيب الثالث للبروتين tertiary structure protein والبناء الابتدائى للتركيب الثالث للبروتين يتم أساساً بالروابط الهيدروجينية . روابط الملح وقوى فان درفالز van der Waals أيضاً تشارك في ذلك والتركيب الثالث للبروتين يتضمن تفاعلات مجموعات R-groups R مغايراً في ذلك للتركيب الثانوى . التركيب الثانوى والثالث لجزء البروتين يبدى تآلف مشترك مع الوظيفة الحيوية للجزء في الحقيقة في كثير من الحالات عندما يهدم البناء الثانوى أو الثالث للبروتين فإن بعض الوظائف المتخصصة مثل (نشاط الإنزيم) تفقد وغير قابل للانعكاس irreversible lost هذا الفقد في النشاط ممكن أن يحدث عندما يتعرض البروتين لدرجة حرارة عالية نسبياً - أو تغير رقم الحموضة (pH) أو يتعرض للأشعة فوق البنفسجية وهكذا . كل هذه الظروف تسبب « هدم طبيعة البروتين » "denaturation" . فقد كثير من خواص جزء البروتين مثل الزوبانية solubility والنشاط المتخصص specific activity والقابلية للتبلور crystallizability تتبع هدم طبيعة البروتين . وفي كثير من الحالات هذه الخواص لا يمكن أن تعود للظروف الطبيعية مرة أخرى .

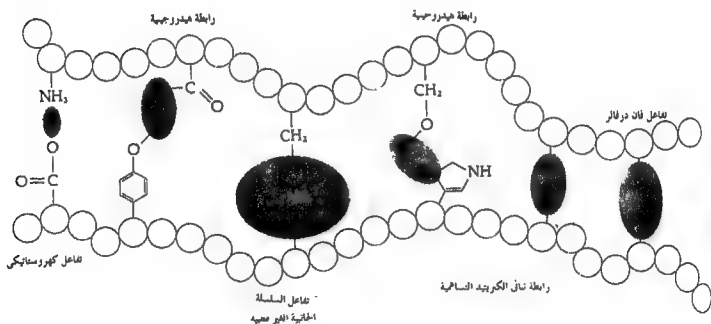
التركيب الرابع Quaternary structure

التركيب الرابع لجزء البروتين ينتج باشتراك سلسلتين أو أكثر من سلاسل عديدة

الببتيدات والشكل النهائي والثلاثي الأبعاد لسلاسل عديدة الببتيدات المتجمعة (كل منها يعرف بتحت وحدة) تتجمع في جزيء متكامل مكونة التركيب الرابع للبروتين .
والروابط الهيدروجينية تشترك ثانية لتثبيت تحت الوحدات معاً ولتدعيم التركيب الرابع .
ومع ذلك فهناك أنواع أخرى تتداخل وتمسك التركيب الرابع مع بعضها وهي باشتراك المجموع الكارهة للماء (hydrophobic groups) التي ترتبط وتطرد الماء . كثير من البروتينات التي تتكون من عديد من تحت الوحدات تبدو كأنها بنيت وارتبطت مع بعضها بواسطة السلاسل الجانبية الكارهة للماء hydrophobic side chains للتحت وحدات . والشكل (٩ - ٢) يوضح الأنواع المختلفة للروابط والتي يمكن أن تحدث في جزيء البروتين .

تقسيم البروتين Protein Classification

نظراً لوجود تشابه في التركيب العام لكثير من البروتينات المختلفة فإنه أمكن بسهولة فصلهم عن المركبات النتروجينية الأخرى في مجموعة عامة وتختص بالبروتين فقط . ومع ذلك فإنه من الصعب عمل تقسيم بين البروتينات وبعضها نتيجة هذا التشابه . حقيقة أن



شكل ٩ - ٢ : بعض الروابط الموجودة في جزيئات البروتين : تفاعل كهروستاتيكي ، رابطة هيدروجينية بين ، بوابق الثيروسين ومجاميع الكربوكسيلات على السلاسل الجانبية - تفاعل السلاسل الجانبية الغير قطبية الناتجة من التناظر المتبادل للمذيات وتفاعلات . فان در فالز

التقسيم الحالى غير مرضى فى الوقت الحاضر والتقسيم المعتمد على الصفات التركيبية المتخصصة غير ممكن بالتالى وذلك بسبب معلوماتنا الضئيلة للتركيب الثانوى والثالث للبروتينات ، بالتالى محاولة تقسيم البروتينات والذى يعتمد جزئياً على الخواص الزوبانية وجزئياً تبعاً للاختلافات الكيماوية والفيزيكية المعروفة هو المعروف حالياً .

البروتينات البسيطة Simple Proteins

البروتينات البسيطة هى مركبات عند تحليلها مائياً تعطى أحماض أمينية فقط . وتقسم البروتينات البسيطة يعتمد أولاً على خواص الزوبانية . ويمكن تقسيم البروتينات البسيطة إلى ستة مجاميع رئيسية هى : الألبومينات albumins الجلوبيولينات globulins والجلوتيلينات glutelins والبرولامينات Prolamines والهستونات histones والبروتامينات Protamines

(١) الألبومينات Albumins الألبومينات تذوب فى الماء ومحاليل الأملاح المخففة يمكن أن تتجلط (Coagulated) بتعرضها للحرارة . يعتبر بيتا أميليز الشعير (B - amylase of barley مثلاً جيداً للألبومين

(٢) الجلوبيولينات Globulins : الجلوبيولينات لا تذوب أو تذوب بدرجة قليلة فى الماء ، وتذوب فى محاليل الأملاح المخففة . والجلوبيولينات تتجلط أيضاً إذا تعرضت للحرارة . والعديد من الأمثلة على الجلوبيولينات توجد فى البروتينات المخزنة فى البذور .

(٣) الجلوتيلينات Glutelins : لا تذوب فى المحاليل المتعادلة ولكنها تذوب فى محاليل الأحماض والقواعد الضعيفة . توجد هذه البروتينات بصفة أساسية فى حبوب النجيليات . والجلوتينين Glutenin فى القمح هو مثال للجلوتيلين ، أما المثال الآخر فهو الأوريزينين oryzenin فى الأرز rice .

(٤) البرولامينات Prolamines : لا تذوب فى الماء ولكن تذوب فى الإيثانول بتركيز ٧٠ - ٨٠ ٪ ولا تذوب فى الإيثانول المطلق (١٠٠ ٪ كحول) . التحليل المائى لهذه البروتينات تنتج كمية كبيرة نسبياً من البرولين proline والأمونيا - لذلك اشتق اصطلاح برولامين . وأمثلة البرولامينات النباتية هى الزين Zein للذرة والجليادين gliadin للقمح والشيلم^(١) والهوردين hordein للشعير .

(١) قد يعرف هذا النبات عربياً باسم جازدار أو الجؤنذار وإسمه الانجليزى rye واسمه العلمى (secale cereale)

(٥) **الهستونات Histones** : الهستونات غنية بالأحماض الأمينية القاعدية مثل الأرجنين والليسين وتذوب في الماء وتوجد في نواة الخلية وقد تكون مرتبطة بالأحماض النووية .

(٦) **البروتامينات Protamins** : تشبه الهستونات في كونها غنية بالأحماض الأمينية القاعدية وتذوب في الماء . وتشبه الهستونات أيضاً حيث توجد في الأنوية وربما تكون مرتبطة مع الأحماض النووية . والأحماض الأمينية مثل التروسين والترتوفان لا توجد في هذه البروتينات . كذلك لا تحتوي البروتامينات على الكبريت .

البروتينات المرتبطة Conjugated proteins : البروتينات المرتبطة عبارة عن بروتينات توجد مرتبطة مع مكونات غير بروتينية تلك المكونات التي ربما يطلق عليها مجاميع مرافقة (أو مجاميع فعالة) prosthetic groups . ويمكن تقسيم البروتينات المرتبطة إلى خمسة مجاميع رئيسية هي : البروتينات النووية nucleoproteins ، والبروتينات السكرية glycoproteins ، والبروتينات الدهنية lipoproteins ، والبروتينات الملونة chromoproteins ، والبروتينات المعدنية metalloproteins . ومن الاصطلاحات المستخدمة لوصف المجموعات المختلفة يمكننا ملاحظة أن البروتينات المرتبطة تسمى بالنسبة إلى مجموعاتها المرتبطة المتباينة .

١ - البروتينات النووية Nucleoproteins : بالتحليل المائي لهذه المركبات ينتج البروتين البسيط بالإضافة إلى الحمض النووي .

٢ - البروتينات السكرية Glycoproteins : كما يدل اسمها فإنها عبارة عن بروتينات محتوية على كمية صغيرة من الكربوهيدرات كمجموعات مرتبطة . بعض بروتينات الغشاء الخلوى ربما تكون بروتينات سكرية .

٣ - البروتينات الدهنية Lipoproteins : لا تذوب البروتينات الدهنية بوجه عام في الماء ، وتعتبر المكون العام للأغشية .

٤ - البروتينات الملونة Chromoproteins : تحتوي البروتينات الملونة على مجموعات متباينة من المركبات . وهي تتضمن الفلافوبروتينات^(١) flavoproteins ، والبيلى بروتينات^(٢) biliproteins (الفيكوبيلينات^(٣) phycobilins ، والفيتوكروم^(٤))

(١) كلمة flav كلمة لاتينية تعنى الأصفر (٢) bill كلمة لاتينية تعنى الأصفر أيضاً . (٣) phyco بادلة لاتينية

تعنى طحلى ، (٤) phyto بادلة تعنى نباتى .

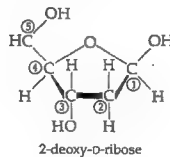
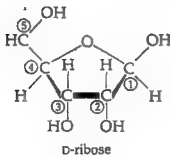
البروتينات (phytochrome) والبروتينات الكاروتينية carotenoid proteins ، والبروتينات الكلوروفيلية chlorophyll proteins ، والهيموجلوبينات^(٥) hemoglobins . وخصائصها العامة أنها تحتوي على مجموعات مرتبطة عبارة عن صبغات .

٥ - البروتينات المعدنية Metalloproteins : معظم الإنزيمات تتبع هذا القسم حيث تحتاج الإنزيمات إلى معدن كمنشط . وسوف نناقش ذلك عندما نتناول إنزيمات التنفس .

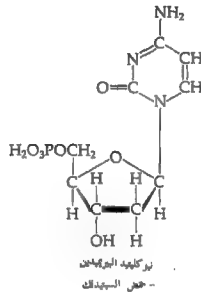
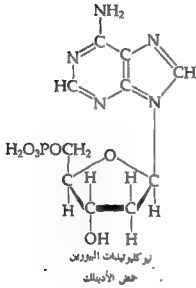
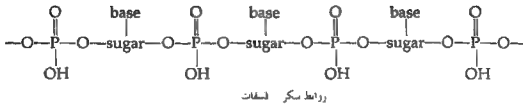
الأحماض النووية Nucleic Acids

قبل مناقشة موضوع بناء البروتين ، يجب أن نتعرف على الأحماض النووية : « حمض الريبونيوكليك » (RNA) وحمض الديوكسي ريبونيوكليك (DNA) . والأحماض النووية عبارة عن بوليمرات جزيئات عملاقة large polymeric molecules ، وتتكون من وحدات متكررة تعرف بالنيكليوتيدات (Nucleotids) وتلك تتكون بدورها من ثلاث مكونات هي قاعدة البورين purine أو البيريميدين pyrimidine وسكر خماسي pentose أو سكر ديوكسي بنتوز و« حمض الفوسفوريك وتتحّد النيكليوتيدات Nucleotids مع بعضها بواسطة روابط « السكر - الفوسفات » - “sugar phosphate” (انظر شكل ٩ - ٣)

ويحدد تقسيم الأحماض النووية RNA, DNA إلى مجموعتين كبيرتين طبقاً لنوع السكر الموجود حيث يحتوي RNA على سكر ريبوز ribose بينما يحتوي DNA على سكر ديوكسي ريبوز deoxyribose ومن نوعي السكر إستيمد الاسم لكل منهما والاختلاف بين نوعي السكر يرجع إلى ذرة الكربون الثانية كالتالي :

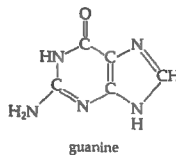
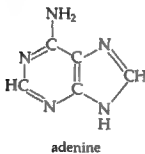


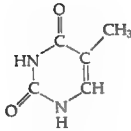
(٥) صبغات الدم الحاملة للأوكسجين تتكون من أربع سلاسل مختلفة من الجلوتين كل واحدة منها تتكون من عدة مئات من الأحماض الأمينية .



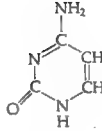
شكل ٩ - ٣ : تتابع جزيء DNA يوضح الروابط - السكر - الفوسفات ، نيوكليوتيد البورين ، حمض الأدينك وليكليوتيد البريميدين وحمض السيتيدك

وقد بينت كثير من الأبحاث أن الأحماض النووية DNA و RNA تختلف فيما بينها أيضاً في القاعدة النروجينية ، حيث يوجد نوعان من القواعد هما البورينات Purines البيريميدينات Pyrimidines وتتضمن البورينات عادة الأدينين Adenine والجوانين guanine بينما تتضمن البيريميدينات pyrimidines كلاً من الثيمين thymine والسيتوزين cytosine واليوراسيل uracil وتوجد قاعدة الثيامين البيريميدينية في الـ DNA فقط بينما توجد قاعدة اليوراسيل البيريميدينية مرتبطة بجزيء RNA . ويظهر الاختلاف التركيبي للقواعد النروجينية الموجودة في الأحماض النووية كالتالي :

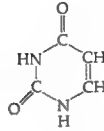




thymine



cytosine



uracil

ويوجد الحمض النووي DNA في الكروموزومات Chromosomes والبلاستيدات Plastids والميتوكوندريا mitochondria بينما يوجد RNA في الكروموزومات والنويات nucleoli والسيتوبلازم cytoplasm (Transfer RNA) وكذلك في الريبوزومات (الـ RNA الريبوزومي والرسولي) (Ribosomal and messenger RNA) والبلاستيدات والميتوكوندريا والوظائف الحيوية للـ DNA و RNA هي نقل الصفات الوراثية والبناء الحيوي للبروتينات ويرتبط DNA أساساً بنقل المعلومات الوراثية بينما يرتبط RNA مباشرة ببناء البروتين ولقد تم دراسة تركيب الجزيئات وكذلك تتابع النيوكليوتيدات في الأحماض النووية ، ولقد أشارت الدراسات المتجمعة عن استخدام أشعة إكس X-ray أن جزيء DNA ذو تركيب حلزوني (لولبي) مزدوج يتكون من سلسلتين ملتويتين ومتكاملتين كما في



شكل ٩ - ٤ : رسم تخطيطي ونموذج فراغي للتركيب اللولبي المزدوج للـ DNA. Å = أنجستروم

Reprinted by permission of the publisher and Professor M.H.F. Wilkins, The University of London King's College,

from M. Feughelman et al., Molecular structure of DNA and nucleoprotein, Nature 175:834-838. Copyright © 1955 Macmillan Journals Limited.

شكل (٩ - ٤) (12) وترتبط هاتان السلسلتان معاً بواسطة روابط هيدروجينية بين أزواج القواعد النيتروجينية وقد أظهرت التحليلات الكيميائية لجزء DNA أن النسبة بين كل من Adenine, thymine وبين كل من cytosine, guanine هي ١ : ١ مما يرجح أن قاعدة الارتباط بين السلاسل تحدث بين قاعدة بيورين مع قاعدة بيريميدين وليست بين قاعدة بيورين مع بيورين أو بيريميدين مع بيريميدين ، ومع ذلك فإن النسبة بين الأدينين adenine والثيمين thymine من جهة والجوانين guanine - السيتوزين cytosine من جهة أخرى تختلف من جزء حمض نووي DNA لآخر . وجزء DNA جزئياً متضاعف ذاتياً self-replicating molecule فتحت الظروف المناسبة ومع توفر الإنزيمات اللازمة فإن السلسلتين المكونتين للحمض تنفصلان عن اللولب المزدوج وقد تنفصل القاعدة عن تألفها لتكون كل سلسلة نسخة ثانية منها ويضعف كل منهما الآخر .

والحمض النووي RNA ذات بناء حلزوني مكون من شريط واحد single strand ومؤلف من تتابع نيوكليوتيدات ويشبه إلى حد كبير نفس النمط في الحمض النووي DNA ، مع استبدال قاعدة الثيمين thymine بقاعدة يوراسيل uracil في جزء RNA . ومع ذلك فإنه كما تزدوج قاعدة الأدينين مع الثيمين في حالة DNA فإن قاعدة الأدينين تزدوج مع اليوراسيل في RNA ومن الثابت أن الحمض النووي RNA له ثلاثة طرز تختلف في الحجم والوظيفة وأكبرها يوجد في الريبوزومات ويعرف عامة بالحمض النووي RNA الريبوزومي (r. RNA) والحمض النووي الرسول (m. RNA) أصغر حجماً ولكنه لا يزال بحجم ملموس ، وفي الصورة الإلكترونية الدقيقة يمكن تمييز (m. RNA) كجزيئات ليفية طويلة تلتصق بالعديد من الريبوزومات وهذا المركب ككل يسمى البوليزوم polysome أو البولي ريبوزوم polyribosome ، وأخيراً هناك الجزيئات الصغيرة من الحمض النووي RNA والتي تسمى RNA الناقل (transfer RNA (tRNA والتي تشترك في بناء البروتين .

عملية النسخ Transcription

يقوم DNA بتوجيه بناء RNA حيث يعمل أساساً كوسادة template (كاستمبة stamp) . في هذه العملية ينفك الـ DNA ، وينفصل شريطاه بين القواعد وبذلك تصبح سلاسل DNA مفردة وعند هذه النقطة يتكون كل شريط (سلسلة) من نيوكليوتيدات متكررة . وتأتى النيوكليوتيدات المكملة والمحتوية على ديروكس ريبوز والتي تأتى من مخزون الخلية الاحتياطي لترتبط مع إحدى هذه السلاسل المفتوحة للـ

DNA لتكون أزواج القواعد وينتج جزيء DNA . إلا أنه إذا تجمعت polymerized قواعد الريبوزوم النيوكليوتيدية إلى شريط DNA (تحفز بواسطة RNA بولى ميريز RNA polymerase) على الوسادة template ، فإن جزيء RNA يتكون والذي فيه تتابع النيوكليوتيدات لتكون متممة لوسادة شريط ال DNA ، وبالتالي فإن RNA يتكون من تتابع طرز قواعد ال DNA ، قد تسمى تلك العملية في بعض الأحيان تمثيل (تكوين) ال RNA المعتمد على ال DNA (DNA-dependent RNA synthesis) . وفوق ذلك فإن DNA يقال عنه أنه ينسخ السلسلة المتممة للـ RNA . وبالتالي تُسمى هذه العملية بالنسخ tran-cription ، وبمجرد بناء وتكوين جزيء RNA . الرسول (m RNA) فإنه يمكن أن يترك النواة من خلال ثقب غشاء النواة وربما يرتبط بالريبوزومات في السيتوبلازم .

على الرغم من عدم توفر المعلومات عن بناء (r RNA) الريبوزومى إلا أنه يتكون في النويات (nucleolus) قبل انطلاقه إلى السيتوبلازم . تفاصيل بناء RNA الناقل (tRNA) ما زالت غير معروفة .

يعتبر تتابع القواعد في جزيئات RNA الرسول (mRNA) ذات أهمية حيث أنها تتحكم في عملية بناء البروتينات . وتتكون البروتينات النباتية من ٢٠ حمض أميني مختلف على الأقل. إذا ما حسبنا لكل قاعدة (بالطبع عددها أربعة) حمض أميني واحد فإن عدد الأحماض الأمينية المختلفة سوف تكون أربعة أحماض أمينية فقط (وهو رقم أقل بكثير من عدد الأحماض الأمينية البروتين نباتية) ، وعندما نحسب لكل قاعدتين ($2^4 = 16$) بالتبادل والتوافق (لحمض أميني واحد فإن عدد الأحماض الأمينية المختلفة سوف يكون ستة عشر حمض أميني فقط) (وهذا الرقم بالطبع أقل من عدد الأحماض الأمينية البروتين نباتية) وإذا كانت الشفرة ثلاثية ($3^4 = 64$) لكل حمض أميني فإن عدد التبادل والتوافق المحتملة سوف يكون ٦٤ وهذا الرقم أكبر من عدد الأحماض الأمينية البروتين نباتية ($20/64$) . المجموعات الثلاثية لترتيب القواعد المتتابعة على جزيء mRNA تسمى الشفرات codons وكل شفرة تمثل حمض أميني معين . على سبيل المثال التتابع الثلاثي (u u u) (ثلاث من اليوراسيل النيوكليوتيدية) تمثل وسادة (أو قالب) template لجزيء الحمض الأميني فينيل ألانين phenylalanine ، ويوضح جدول ٩ - ٢ الأربع والستين شفرة المحتملة والأحماض الأمينية الخاصة بكل ، ويلاحظ أن هناك ثلاث شفرات . وهى : UGA, UAA, UAG لا تمثل شفرة لأي حمض أميني وهى تسمى

جدول ٩ - ٢ : تعيين (تحديد) أنواع الأحماض إلى ٦١ من ٦٤ شفرة محتملة . وتظل ثلاث شفرات تسمى الشفرات الفارغة أو الثلاثيات حيث إنها لا تمثل شفرة لأي حمض أميني .

الحرف الثالث	الحرف الثاني				الحرف الأول
	U	C	A	G	
U	UUU } phenylalanine UUC UUA } leucine UUG	UCU } UCC } serine UCA UCG	UAU } tyrosine UAC UAA UAG	UGU } cysteine UGC UGA } tryptophan UGG	U C A G
C	CUU } CUC } leucine CUA CUG	CCU } CCC } proline CCA CCG	CAU } histidine CAC CAA } glutamine CAG	CGU } CGC } arginine CGA CGG	U C A G
A	AUU } AUC } isoleucine AUA } methionine AUG	ACU } ACC } threonine ACA ACG	AAU } asparagine AAC AAA } lysine AAG	AGU } serine AGC AGA } arginine AGG	U C A G
G	GUU } GUC } valine GUA GUG	GCU } GCC } alanine GCA GCG	GAU } aspartic acid GAC GAA } glutamic acid GAG	GGU } GGC } glycine GGA GGG	U C A G

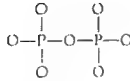
« الثلاثيات الفارغة » "nonsense triplets" ، ووظيفتها في تمثيل البروتين ربما تتميز نهايات بروتين وبداية بروتين آخر . وسوف نشرح أهمية الشفرة الثلاثية فيما بعد .

الترجمة (بناء البروتين) (Translation (Protein synthesis)

تنشيط الأحماض الأمينية : Activation of amino acids

يعتبر تنشيط الأحماض الأمينية الخطوة الأولى في بناء البروتين . وتتألف من انتخاب الأحماض الأمينية الخاصة من بحيرة السيتوبلازم بواسطة إنزيمات عالية التخصص حيث يوجد لكل حمض أميني إنزيم منشط متخصص على الأقل . وفي وجود الـ ATP فإن الإنزيم المنشط ينشط تكوين مركب الإنزيم المرتبط مع الحمض الأميني لإدنيالات الغني بالطاقة

(E- AA- AMP) enzyme - bound amino acid adenylate وتنطلق البيروفوسفات :



معقد الحمض الأميني على الحمض النووي RNA الناقل

Amino acid-tRNA complex

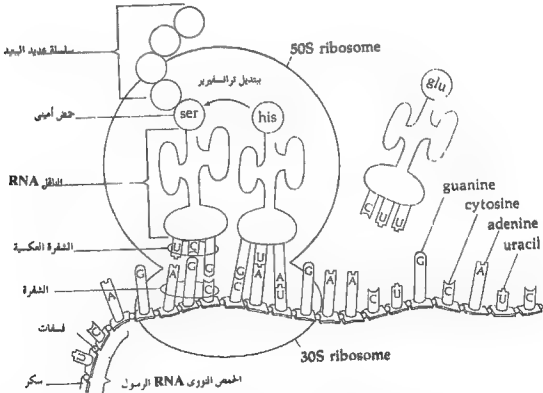
يتبع تنشيط الحمض الأميني اتصاله بالحمض النووي الناقل tRNA والذي يتميز بجزئياته الصغيرة نسبياً والمحتوية على ٧٠ إلى ١٠٠ نيوكليوتيد (Nucleotids) وكل جزيء حمض نووي ناقل متخصص في نقل حمض أميني (2,10) مما يجعلنا نفترض أن انتقال الأحماض الأمينية من المعقد الإنزيمي النشط إلى الحمض النووي الناقل (tRNA) تكون عملية تجميع وليست عملية تنافس ، وتكون نقطة الاتصال بين tRNA والحمض الأميني النشط في ذرة الكربون الثانية أو الثالثة للسكر الريبوزي لطرف حمض الأدينيليك . terminal adenylic acid

تكوين عديد الببتيد Polypeptide formation

عند تكون الحمض النووي الرسول (m-RNA) وارتباطه بالريبوزومات في السيتوبلازم يتكون البولييزومات Polysomes . وتتصل الأحماض الأمينية بالبولييزومات Polysomes بواسطة (tRNA) ويكون اتصال الحمض الأميني بإحدى نهايات جزيء (tRNA) وفي النهاية الأخرى لجزيء tRNA تكون القواعد الثلاثية أو عكس الشفرة (Anti codon) (قد تسمى الشفرة المضادة) والتي تكمل شفرة الرسول (messenger codon) لهذا الحمض الأميني . وعلى سبيل المثال فإن الشفرة الرسول UUG يقابلها عكس شفرة Anticodon في tRNA هو AAC وهي خاصة بالحمض الأميني ليوسين leucine حيث ترتبط الشفرة والشفرة المضادة بسرعة في المكان بواسطة الجذب كما يحدث في أنشطة الأحماض النووية الأخرى مثل تضاعف DNA ونسخ mRNA . وعندما تستقر الشفرات المضادة لعدد من جزيئات الحمض النووي الناقل tRNA فإن الأحماض الأمينية ترتب على النهايات المقابلة بنظام تتابع تكوين عديد الببتيد polypeptide ، ويعتقد أن الريبوزوم يتحرك على طول جزيء mRNA من نهاية طرف إلى آخر لربط الأحماض الأمينية بروابط ببتيدية بمساعدة الإنزيمات المتخصصة والمساعدة (أنظر شكل

٩ - ٥) لذلك فإن دور ال tRNA يبدو أنه نقل وتوصيل الأحماض الأمينية إلى معقد RNA الرسول - مع الريبوزوم (التي تعرف بالبوليزوم) وتضعهم في مكان طيقاً للتلقين الشفري للـ RNA . هذا الترتيب يُثبت بالتالى بالـ DNA والذي ينسخه . والارتباط الحقيقي للأحماض الأمينية يكون تحت سيطرة إنزيمات بناء البروتين Protein-synthesizing enzymes

الميكانيكية السابقة لم تأخذ في الاعتبار التفاعل بين الأحماض الأمينية والشفرات المقابلة على السطح الريبوزومي . وقد اقترح أخيراً هندرى Hendry ومعاونيه عدة تفسيرات فأوضح هندرى وويذام Witham & Hendry (7) عند عملهم على نموذج (CPK space-filling models) أنه من الناحية الكيميائية من المحتمل أن تتفاعل الأحماض الأمينية المتخصصة مع القاعدتين الأول للشفرات الوراثية المقابلة ، كما أوضح الباحثان أنه يمكن التعرف على مجموعة R (R group) للأحماض الأمينية بواسطة القاعدتين الأول للشفرات المتخصصة . حيث أن الأحماض الأمينية تلعب دوراً كبيراً في بناء البروتين من خلال خصائصها الكيميائية . وقد يكون ذلك أكثر دقة مما يذكر عن دور جزيئات tRNA في نقل الأحماض الأمينية ووصفها لبناء الببتيدات .



شكل ٩ ٥ : تكوين عديد الببتيد . يتحرك الريبوزوم من نهاية جزيء mRNA إلى آخره عندما تكون الأحماض الأمينية من السيتوبلازم الرابطة الببتيدية بمساعدة التفاعلات الإنزيمية .

تحلل البروتين Protein Degradation

الأبيض البروتيني في النبات يكون في حالة فيض مستمر بين البناء والتفكك . فقد وجد الباحثون الإنزيمات المحللة للبروتين proteolytic enzymes مثل البروتيز protease والبتيداز peptidase في الأعضاء النباتية المختلفة . وجودها يرجح أن نشاط هذه الإنزيمات ربما جزئياً يتحكم في تحلل البروتين .

درس الباحثون تحلل البروتين بصفة أساسية في إنبات البذور والأوراق المفصولة . خلال الإنبات ، يحدث تحلل أو تفكك كبير للبروتين المخزن في الفلقات أو المخزن في الأندوسبرم ، ويكون ذلك متوازياً مع البناء السريع للبروتين في الجنين . كما وجد الباحثون أيضاً تراكم للأحماض الأمينية والأميدات في الجنين . يبدو أن العوامل الفسيولوجية التي تؤدي للإنبات تكمن في حركة تحلل البروتين المخزن وهجرة نواتج هذا التحلل (الأحماض الأمينية) إلى الجنين وبناء بروتين جديد من الأحماض الأمينية .

دراسات الأبيض التروجيني خلال إنبات البسلة (3) والشعير (5) أوضحت أن البروتينات المخزنة من أول المركبات التي تختفى . يُعاق إثماء أجنة الشوفان والشعير عند نزعها من أجزائها المخزنة وإثمائها في وسط مغذى . وينتفش إثمائية الأجنة بعض الشيء لو أُضيفت الأحماض الأمينية إلى البيئة المغذية (4) . وفي دراسة أبيض البروتين في أجنة النرة المفصولة وغير المفصولة من الحبوب ، حَدَثَ بكل من أوكي وبيفرز (9) Oake and Beevers أن يقترحاً أن كمية كبير من الأحماض الأمينية التي سبق تكوينها تنتقل من الأندوسبرم إلى الجنين النامي حيث تتحدد بناء أحماض أمينية جديدة داخل الجنين . عندما ينزع جنين النرة من أجزائه المخزنة وينمو على بيئة مغذية محتوية على الجلوكوز ونتروجين غير عضوى ، فإن مستوى النتروجين البروتيني يكون أقل بدرجة ملحوظة عن ذلك في الجنين الغير مفصول عن الأندوسبرم والنامي في نفس الفترة الزمنية . يمكن أن يستنتج من هذا الكشف أن الجنين له قابلية محدودة في إدخال واتحاد النتروجين غير العضوى وبناء أحماض أمينية جديدة . إلا أن قابلية اتحاد النتروجين غير العضوى وبناء أحماض أمينية جديدة والبروتينات قد وجد أنها تنمو في الجنين المفصول والذي ينمو لفترة زمنية في بيئة ذات أحماض أمينية منخفضة (9) . إن ميكانيكية التحولات الغذائية للبروتين وبالذات هدم البروتين غير واضحة الفهم وهي تمثل تحدياً حيوياً هاماً بالنسبة للعلماء خاصة والإنسانية عامة .

دراسة التحولات الغذائية للبروتين حازت اهتماماً علمياً وأكاديمياً . فعلى سبيل المثال فهم الآلية أو الميكانيكية المشتملة على بناء وتحلل البروتين في النبات قد تمكن العلماء من تجميد أو تأخير هدم البروتين وإمكانية زيادة مستوى البروتين في النباتات والمستخدم في الغذاء .

هذا التقدم يحظى بالترحيب من بعض الأقطار التي تعيش شعوبها على الغذاء الذي يتألف معظمه من المواد الكربوهيدراتية . وربما يستطيع الإنسان في المستقبل التحكم الكامل في مستوى البروتين في نباتات المحاصيل .

الأسئلة

- ٩ - ١ عدد الأدوار الرئيسية للأحماض الأمينية في النبات ؟
- ٩ - ٢ تكلم عن تركيب الحمض الأميني الأولى . و ما هي الفروق التركيبية الرئيسية بين الأحماض الأمينية الأولية والثانوية ؟ وماذا تعنى مجموعة R (R group) في الحمض الأميني ؟
- ٩ - ٣ ما الذى يجعل الحمض الأميني قاعدى أو حامضى ؟
- ٩ - ٤ عرف : زويتريون Zwitterion ، نقطة التعادل الكهربى iso electric point ، المترددة amphoteric ، البناء الأولى primary structure .
- ٩ - ٥ أذكر المكونات الحلوية الأخرى التى قد تكون حامضية أو قاعدية ؟ ما هي أهمية الحموضة والقاعدية في النظم الحيوية ؟
- ٩ - ٦ لماذا يعتبر النقل الأميني (Trans amination) خطوة هامة في التحولات الغذائية للأحماض الأمينية ؟
- ٩ - ٧ هل تنقل البروتينات خلال النبات ؟ اشرح وجود البروتينات في الأجزاء النباتية المتفرقة ؟
- ٩ - ٨ اشرح تركيب الرابطة الببتيدية peptide bond وما هو دورها الذى تلعبه في بناء البروتين ؟
- ٩ - ٩ اشرح تركيب البروتين الأولى والثانوى والثالث والرابع ؟
Primary, Secondary, tertiary and quaternary
- ٩ - ١٠ أذكر ثلاثة أدوار رئيسية للبروتينات في النبات ؟
- ٩ - ١١ يقال عن الأحماض الأمينية والبروتينات أنها مترددة amphoteric ما هي الوظيفة الرئيسية للبروتين في النباتات والتي ترجع إلى هذه الخاصية ؟
- ٩ - ١٢ ما هي درجة الـ pH في المحلول الذى يكون فيه تركيز أيون الأيدروجين ٠,٠٠٠٠١ عيارى أو ١٠^{-٩} أو ٠,٠٠١ عيارى ؟
- ٩ - ١٣ إذا فرضنا أن درجة الـ pH في الخلايا النباتية تختلف بمرور الوقت من ٤,٥ - ٦,٥ . لإيجاد متوسط درجة الـ pH خلال هذه الفترة من الوقت هل يمكن ببساطة جمع القيمتين وقسمة الناتج على ٢ ؟ اشرح ذلك .

- ٩ - ١٤ هل يمكن تقسيم البروتينات ؟ اعطى أمثلة للبروتينات البسيطة والبروتينات المرتبطة ؟
- ٩ - ١٥ أين يبدأ تكوين البروتينات في الخلية ؟
- ٩ - ١٦ بادئاً بالقواعد ، ما هو نظام ترتيب المكونات التركيبية للأحماض النووية ، DNA ، RNA ؟
- ٩ - ١٧ أين توجد الأحماض النووية (DNA, RNA) في الخلية ؟ وما هي الأنسجة التي نتوقع أن تكون بها نسبة عالية من الأحماض النووية أو مشتقاتها ؟
- ٩ - ١٨ ما هي الوظائف الحيوية للـ DNA, RNA ؟ هل يؤثر البروتين على وظيفة الأحماض النووية ؟ اشرح ذلك .
- ٩ - ١٩ ما هي الأماكن في تركيب الحمض النووي DNA التي يمكن أن يحدث فيها تفاعل كيميوى ؟
- ٩ - ٢٠ اشرح الميكانيكية المقبولة لعمليتي النسخ والنقل المعلومات الكيميائية خلال عملية بناء البروتين ؟
- ٩ - ٢١ هل نتوقع أن يكون البروتين على الذوبان في الماء ونشط فسيولوجيا عند نقطة تعادلته الكهربائي isoelectric point ؟

قراءات مقترحة.

- Bedbrook, J.R., and R. Kolodner. 1979. The structure of chloroplast DNA. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:593-620.
- Bohinski, R.C. 1979. *Modern Concepts in Biochemistry*, 3rd ed. Boston: Allyn and Bacon.
- Flavell, R. 1980. The molecular characterization and organization of plant chromosomal DNA sequences. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:569-596.
- Howell, S.H. 1982. Plant molecular vehicles: potential vectors for introducing foreign DNA into plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33: 609-650.
- Key, J.L. 1976. Nucleic acid metabolism. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.
- McGilvery, R.W., with G. Goldstein. 1979. *Biochemistry: A Functional Approach*. Philadelphia: Saunders.



الإنزيمات^(١)

Enzymes



صورة مجهرية للخلوات (إنزيم الأميليز المعزول من فطر (*Aspergillus oryzae*) قوة التكبير ٣٠٠ مرة

Courtesy of J.H. Pazur, Professor of Biochemistry, The Pennsylvania State University.

(١) لقد تعرف عربياً باسم الخمائر حيث أن كلمة enzyme ذات مقطعين en وتعني بادئ، yme وتعني الخمير وهي كلمة يونانية تعني التخمر Fermentation.



تتحكم الإنزيمات بدرجة كبيرة في الحالة الديناميكية (dynamic state) للكيمياء الحيوية الخاصة بالنظم الحية - ويتكون الإنزيم جزئياً أو كلياً من البروتين ومن خصائصه أنه يزيد من سرعة التفاعل الكيموحيوى زيادة كبيرة هائلة - ويكون الإنزيم متخصص في هذا التفاعل - وكما هو الحال في العوامل المساعدة الغير عضوية inorganic - فإن النواتج النهائية final product لا تتأثر بوجود الإنزيم . ومن الجدير بالذكر أن التفاعل الكيموحيوى يسير ببطء شديد للغاية حتى نهايته وذلك في غياب الإنزيم - لدرجة أن صور الحياة كما نعرفها حالياً تصبح غير ممكنة الوجود في غياب الإنزيمات. ويرجع استخدام الإنزيمات لأغراض الإنسان منذ عهد الإغريق - حيث استعملت الإنزيمات في عمليات التخمر لإنتاج الخمر - كما استخدم الإنسان الإنزيمات منذ تاريخ سحيق في صناعة الجبن والخل وتخمر الخبز . وأثناء محاولات الإنسان لتحسين نوعية هذه المنتجات وعلى وجه الخصوص الخمور - جمعت معلومات غير مباشرة عن الإنزيمات - وأدت تلك المعلومات في النهاية إلى تمييز أهمية الخلايا الحية كعامل مشارك أساسى في هذه العمليات - ويرجع الفضل الأكبر في هذا الأمر للعالم الفرنسى. الكبير باستير Pasteur - وفي أثناء هذه الفترة من الأبحاث المبكرة - أعتبرت الخلايا الحية الكاملة living intact cells وليست الإنزيمات في حد ذاتها هي المسؤولة عن هذه الأنشطة السابق الإشارة إليها . وعلى أية حال - فقد حدث تقدماً معنوياً في دراسات الإنزيمات عندما اكتشف بخنر Buchner في عام ١٨٩٧ أن عصير خلايا الخميرة المسحوقة والمعصورة - له المقدرة على تخمير السكر ، وقد استنتج بوخنر أن خلايا الخميرة الحية قد أمدت بعض العوامل (في المستخلص أو العصير) لتحفيز تخمر السكريات في بيئة خالية من خلايا الخميرة الكاملة .

أما التقدم أو الاقتحام الثانى في الدراسات الإنزيمية فقد حدث عندما تمكن سمنر Sumner (4) من عزل إنزيم اليوريز urease في عام ١٩٢٦ م - واكتشافه أن الإنزيمات هي بروتينات . وفي بداية الأمر تشكك بعض العلماء في الطبيعة البروتينية للإنزيمات - ولقد انتهى هذا الشك الآن - بعد عزل العديد من الإنزيمات والتي اتضح بصفة قاطعة أنها ذات طبيعة بروتينية - وأصبح من المتفق عليه والمقبول به عالمياً أن الإنزيمات هي بروتينات .

طبيعة الإنزيمات Nature of Enzymes

الإنزيمات هي عوامل مساعدة عضوية organic catalysts وبالرغم من هذا فإن

الإنزيمات تتمتع بالعديد من خواص العوامل المساعدة الغير عضوية وبذلك تتميز الإنزيمات بالخواص الآتية :

١ - تكون الإنزيمات نشطة وذلك بكميات صغيرة للغاية ففي التفاعل الكيموحيوى تستطيع الإنزيمات بكميات صغيرة للغاية أن تحول كميات كبيرة من مادة التفاعل substrate إلى نواتج التفاعل products . والاصطلاحان مادة التفاعل substrate والنواتج product يدلان على الخامات فى بداية ونهاية التفاعل الإنزيمى . ويسمى عدد المولات (الأوزان الجزيئية الجرامية) لمادة تفاعل لإنزيم ما والتي تتحول فى الدقيقة الواحدة لكل مول واحد من الإنزيم برقم دورة الإنزيم turnover number .

وتوجد اختلافات مثيرة فى نشاطات التفاعلات الكيموحيوية للإنزيمات المختلفة - وإذا قارنا الأرقام المختلفة لدورات الإنزيمات فنجد أن هذا الرقم يتراوح من ١٠٠ إلى أكثر من ٣,٠٠٠,٠٠٠ .

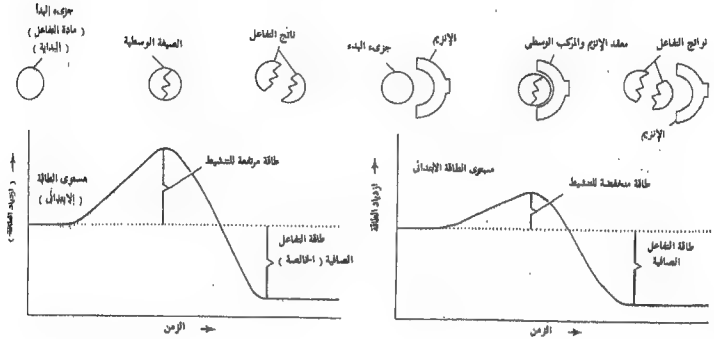
٢ - وكما هو معروف فإن العوامل المساعدة الحقيقية تظل كما هى دون أن تتأثر بالتفاعلات التى تحفزها - وكذلك الإنزيمات ، تحت الظروف الثابتة ، تقترب من هذه الخاصية بدرجة كبيرة مثل العامل المساعد المثالى أو النموذجى ideal catalyst - ولكن لأن الإنزيمات ذات طبيعة بروتينية فإن نشاطها يكون محدداً فى مجال ضيق من درجة الحرارة و pH - وهكذا تحت الظروف المثالية optimum conditions - فإن الإنزيم يكون غير ثابت نسبياً وربما يتأثر بالتفاعل الذى يحفزه .

٣ - على الرغم من أن الإنزيمات تسرع فى إتمام التفاعل الذى تحفزه ولكن الإنزيم لا يغير من حالة الاتزان equilibrium لهذا التفاعل - وفى النظم الحية - فى حالة عدم وجود الإنزيم فإن التفاعلات العكسية reversible reactions تحدث ببطء شديد تجاه الاتزان - وكل ما يفعله الإنزيم هو الإسراع فى التفاعل فى أحد الاتجاهين للوصول إلى حالة الاتزان بمعدل سريع للغاية .

٤ - الفعل الحفزى catalytic action (التحليلي) للإنزيم يكون متخصصاً - أى أن الإنزيمات متخصصة فى حفزها للتفاعلات - فمثلا الإنزيم الذى يحفز تفاعلاً ما قد لا يحفز تفاعلاً آخر - وهذا التخصص قد يكون دقيقاً فى بعض الإنزيمات وعاماً فى إنزيمات أخرى - على أن صفة التخصص تظل من أكبر الخصائص المهمة للإنزيمات .

الفعل الحفزي للإنزيم (catalytic action)

كيف يؤثر الإنزيم على معدل التفاعل ؟ ربما نستطيع الإجابة على هذا السؤال - بأحسن ما يمكن - وذلك إذا وصفنا ما يحدث لمادة ما في حالة تحولها تلقائياً إلى مادة أخرى وذلك في غياب الإنزيم أو في حضوره - لاحظ شكل (١٠ - ١)



تفاعل غير إنزيمي يكون الجزيء صورة أو صيغة
وسيلة قبل التحول إلى الناتج النهائي .

تفاعل إنزيمي - يرتبط الإنزيم بمادة التفاعل مكوناً صورة
غير ثابتة وسطيها بعدها وصول المادة إلى ناتج التفاعل .

شكل ١٠ - ١ : عمل الإنزيم يكون مستوى طاقة التنشيط منخفضاً لمركب الإنزيم ومادة التفاعل (المركب
الوسيطي الغير ثابت) - طاقة التفاعل الصافية تكون واحدة في وجود أو عدم وجود الإنزيم .

وفي حالة التفاعلات الكيميائية العادية - فإن مادة التفاعل substrate أو جزيء البدء (الجزيء الذي يبدأ به التفاعل) - يجب أن يتغير أولاً إلى صورة أو أكثر من الصور أو الصيغ الغير ثابتة - قبل أن يتحول إلى الناتج النهائي - ويمكن أن نشير إلى هذه الصورة الغير ثابتة unstable form على أنها الصورة الوسيطة intermediate form أو صورة حالة الانتقال (التحول) transition state form - وتكون الصورة الوسيطة ذات مستوى طاقة عالي بالمقارنة بجزيء البدء أو البداية (مادة التفاعل) - لذلك فإن احتمالية تكوين هذه الصورة الوسيطة تكون ضعيفة إذا لم يمد التفاعل بطاقة إضافية - وهكذا فإن جميع التفاعلات حتى الذاتية أو التلقائية (spontaneous) منها تحتاج إلى عملية « تنشيط »

“activation” لمادة التفاعل (جزء البدء) قبل أن يحدث التحول إلى نواتج التفاعل - وبدون العامل المساعد Catalyst تحدث معظم التفاعلات البيولوجية (الحوية) بمعدل بطيء جداً - ويكون معدل التفاعل محدداً بتكوين المركب الوسيط intermediate compound الذى يحتاج إلى طاقة تنشيط عالية (energy of activation). ويوجد طريق واحد للتغلب على عائق طاقة التنشيط وهو إمداد التفاعل بالطاقة (حرارة). وبزيادة درجة الحرارة تحصل أعداد كبيرة من مواد التفاعل على قدر كافياً من طاقة التنشيط لتكوين الصورة الوسيطة intermediate form والتي تتحول تلقائياً إلى نواتج التفاعل.

أما فى التفاعلات الإنزيمية (التفاعلات التى تحفزها الإنزيمات) فترتبط الإنزيم بمادة التفاعل (جزء البدء أو الابتداء) بطريقة تؤدى إلى حدوث تغير فى تكوين أو تركيب مادة التفاعل لتصبح فى الصورة الوسيطة - ويحتاج معقد [الإنزيم - الصورة الوسيطة] إلى طاقة تنشيط أقل بالمقارنة بطاقة التنشيط اللازمة فى حالة وجود مادة التفاعل بمفردها بدون الإنزيم - وبذلك نستطيع أن نقول بثقة أن الإنزيم يخفض من طاقة التنشيط اللازمة لمادة التفاعل - وبذلك يزيد من معدل تكوين الصور الوسيطة المؤقتة ومن ثم يزيد من ناتج التفاعل. أو بعبارة أخرى - إذا انخفضت طاقة التنشيط اللازمة لتكوين معقد [الإنزيم - الصورة الوسيطة] فإن عدداً أكبر من جزيئات مادة التفاعل يستطيع أن يشترك فى التفاعل بالمقارنة فى حالة عدم وجود الإنزيم.

فمثلاً تبلغ طاقة التنشيط الخاصة بتحليل فوق أوكسيد الهيدروجين H_2O_2 ١٨,٠٠٠ كالورى/مول فى حالة عدم وجود الإنزيم (الكاتاليز) Catalase، بينما تبلغ طاقة التنشيط فى حالة وجود الإنزيم ٦,٤٠٠ كالورى/مول فقط.

ومن الجدير بالذكر أن خفض طاقة التنشيط يحدث لكلا التفاعلين العكسي والطردى - أى أن الإنزيم يسرع من التفاعل للوصول إلى حالة الاتزان - ويوضح شكل (١٠ - ١) هذه القاعدة.

ويوجد تبسيط آخر للفاعل الحفزي للإنزيم، فمثلاً إذا تضمن التفاعل مادتين فإن الإنزيم يجمعهما مع بعض فى توفيق هندسى على الأماكن النشطة له - وهذه الأماكن النشطة لا تملكها الجزيئات الغير إنزيمية.

ومن الجدير بالذكر أن الأماكن النشطة active sites تتكون فى الإنزيم من ترتيبات فراغية خاصة specific spatial arrangements من المجميع المرتبطة التى تتكامل مع تكوين مادة التفاعل - كذلك تزيد من القوة الحفزية للإنزيم زيادة كبيرة.

التخصص ومعقد [الإنزيم - مادة التفاعل]

Specificity and Enzyme-Substrate Complex

يشكل تخصص الإنزيمات أحد الملامح المهمة لنظم الحياة ونستطيع أن ننظر إلى تخصص الإنزيمات على أن الإنزيم يرتبط بمادة تفاعله - بسبب وجود المجموع المتبقية من الأحماض الأمينية أى بقايا الأحماض الأمينية amino acid residues في المركز النشط - وهذه البقايا توافق أو تلائم مادة التفاعل بطريقة تكميلية ونجد أن تخصص الإنزيم الحفزي يرتبط بتفاعل واحد فقط أو مجموعة من التفاعلات - فمثلاً إنزيم اليوريز urease يعتبر إنزيماً على درجة عالية من التخصص - إذ أنه يحفز تفاعلاً واحداً فقط ويحلل مادة واحدة فقط وهي اليوريا .



وعلى النقيض من ذلك فبعض الإنزيمات لا تكون دقيقة التخصص بالدرجة السابقة - أى أن بعض الإنزيمات تكون أقل تحديداً في تخصصها - بل يكون تخصصها محدداً ومربطاً ببعض الروابط الكيميائية - فمثلاً بعض الإستيريزات esterases تعمل على تفكيك أو تحليل رابطة الإستر بين الأحماض الدهنية المختلفة والكحولات دون تمييز بين روابط الإستر المختلفة . أى أن هذه الإنزيمات (الإستيريزات) تتخصص فقط في تحليل رابطة الإستر دون غيرها من الروابط الكيميائية . ولا تحفز الإستيريزات تفاعلات الأكسدة - الاختزال oxidation-reduction reactions أو تفاعلات نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation reactions أو التفاعلات الغير تحليلية الأخرى .

وأظهرت الدراسات الحركية (الكينيتيكية) لفعل الإنزيمات kinetics of enzyme action - أن الإنزيم (E) يرتبط على مادة التفاعل (S) قبل أن يُنتج ناتج التفاعل (P) - وبعبارة أخرى أن الإنزيم ومادة تفاعله يكونان مركباً أو معقداً complex قبل حدوث أى تغيرات في مادة التفاعل .



وتحتوى الإنزيمات على مراكز نشاط active sites ترتبط بها مادة التفاعل ارتباطاً خاصاً - فإذا تخيلنا أن الإنزيمات - لها مراكز نشاط تحيط بها العديد من جزيئات مادة التفاعل التى يكون حجمها صغير جداً بالنسبة لمراكز النشاط نستطيع بهذا التخيل أن نقول أن

التصادم العشوائى random collision بين جزيئات مادة التفاعل يلعب دوراً مهماً في تكوين معقد [الإنزيم - مادة التفاعل] .

وحيث أن الجزء الأكبر من جزيء الإنزيم يكون خالياً من المركز النشط - لذا فنحن نتوقع حدوث العديد من التصادم بين مادة التفاعل وجزيء الإنزيم قبل حدوث التصادم النشط active collision - وعموماً إذا توفر العدد الكافي من جزيئات مادة التفاعل فإن مركز الإنزيم النشط يشغل بالكامل - وفي هذه الحالة يكون معدل التفاعل في أقصاه أو ذروته - هذا مع حفظ بقية العوامل الأخرى المؤثرة على النشاط الإنزيمى ثابتة .

ويجب أن نتذكر أن مركب أو معقد [الإنزيم - مادة التفاعل] يقدم لنا توضيحاً جيداً لظاهرة تخصص الإنزيمات - ومن الواضح أن المراكز النشطة تتشكل بطريقة خاصة داخل الانطواءات الكثيرة لجزيء الإنزيم .

المجاميع الفعالة ، العوامل المساعدة ، المرافق (أو القرين) الإنزيمى .

Prosthetic Groups, Cofactors, and Coenzymes

تملك العديد من الإنزيمات ، بجانب التركيب البروتينى مجاميع متصلة بهذا الجزء البروتينى - وتسمى البروتينات (الإنزيمات) التى تتصل بالمجاميع الغير بروتينية فى هذه الحالة بالبروتينات المرتبطة أو المقترنة conjugated proteins ويعتقد أن الإنزيمات التى من هذا النوع تتكون من جزئين - الأول هو الإنزيم المجرد apoenzyme ويتكون من أحماض أمينية فقط - والجزء الثانى هو المجموعة المرتبطة أو الفعالة prosthetic group ويمكن أن نرى مثلاً لهذا المعقد فى الإنزيمات التى تحتاج إلى معدن ما حتى تظهر نشاطها - وفى هذه الحالة يسمى المعدن باسم العامل المرافق الغير عضوى inorganic cofactor وكان يسمى سابقاً باسم المنشط activator . وقد لاحظ الباحثون وجود علاقات محددة بين الخواص الحفزية لبعض الإنزيمات وارتباطها بالمكونات المعدنية المختلفة - وفى الواقع فإن فصل الإنزيم المجرد apoenzyme عن المكون المعدنى metal component يترتب عليه عادة الفقد الكامل لنشاط الإنزيم - وباستعادة الإنزيم المجرد لهذا المعدن يعود النشاط الإنزيمى مرة أخرى .

والعديد من إنزيمات سلسلة التحلل الجليكولى glycolysis تحتاج إلى عوامل مساعدة معدنية - وبعض المعادن مثل النحاس ، الحديد ، المنجنيز ، الزنك ، الكالسيوم ، البوتاسيوم ، الكوبلت - تعتبر عوامل مساعدة للعديد من النظم الإنزيمية .

وعلى النقيض من الإنزيمات التي تحتاج إلى معادن - فإن بعض الإنزيمات تحتاج إلى مساعدة (مصاحبة association) مواد عضوية محددة حتى يُبدى نشاطه الإنزيمي - وهذه الجاميع المرتبطة العضوية تشكل في بعض الأحيان جزءاً مكملاً ومتمماً للإنزيم ولا تفصل عن الجزء البروتيني للإنزيم (الإنزيم المجرد) - وبعض المركبات العضوية تفصل dissociate من الإنزيم المجرد وتنصرف كمجموعة عمل prosthetic group يكسوها الإنزيم المجرد - وتسمى مثل هذه الجاميع المرتبطة العضوية باسم المرافق أو القرين الإنزيمي coenzymes .

وخلال النشاط الإنزيمي يسلك المرافق أو القرين الإنزيمي كمستقبل acceptor أو مانح donor للذرات التي تضاف أو تزال من مادة التفاعل - وتوجد مثل هذه المرافقات الإنزيمية في تفاعلات "الأكسدة - الاختزال" - زد على ذلك فإن المرافقات الإنزيمية يمكن فصلها بسهولة عن الإنزيم المجرد تحت الظروف المعملية ، وفي هذه الحالة فإن النشاط الحفزي للإنزيم يقل بدرجة كبيرة .

ولقد تحقق من التركيب الكيميائي لبعض المرافقات الإنزيمية مثل نيكوتين أميد أدينين ثنائي النيكليوتيد Nicotinamide adenine dinucleotide (NAD) وكذلك نيكوتين أميد أدينين ثنائي النيكليوتيد - فوسفات (NADP) والمرافق الإنزيمي Coenzyme- A (CoA) ، و فلافين أحادي النيكليوتيد flavin mononucleotide ، وفلافين أدينين ثنائي النيكليوتيد flavin adenine dinucleotide (FAD) - وأغلب المرافقات الإنزيمية تتكون من الفيتامينات - وهي مركبات عضوية تخلق في النبات ولا تخلق في الثدييات .

تسمية وتقسيم الإنزيمات Nomenclature and classification of enzymes

تسمى الإنزيمات تبعاً لمادة التفاعل التي يرتبط بها الإنزيم أو تبعاً لنوع التفاعل الذي يحفزها الإنزيم . وعادة يضاف المقطع (اللاحقة) -ase - لاسم مادة التفاعل فمثلاً تسمى لإنزيمات أرجينين arginase ، تيروسينين tyrosinase لأن مادة تفاعلها هي الأرجينين arginine والتيروسين tyrosine على التوالي . كذلك تقسم الإنزيمات إلى مجاميع تحمل أسماء عامة تدل على مجاميع المركبات التي تتفاعل معها الإنزيمات - فمثلاً الليباز lipase ، بروتيناز proteinase ، كربوهيدراز carbohydrase وهكذا .

كذلك تقسم الإنزيمات تبعاً لنوع التفاعل الذي تحفزه فمثلاً لإنزيمات التقيء أو التحليل المائي (هيدروليزات) hydrolases وإنزيمات الأكسدة (أوكسيديزات) oxidases

وإنزيمات تحليل الكربوهيدرات (كربوهيدريزات) carbohydrases وإنزيمات الفسفرة (فسفوريلازات) phosphorylases . وللأسف فإن بعض الأسماء القديمة ما زالت تُستعمل حتى الآن - ولا توجد علاقة بين أسماء الإنزيمات القديمة ونوع التفاعلات التي تحفزها - وهذه المجموعة من الأسماء القديمة تشكل استثناءً وليست القاعدة العامة .

ومن أجل التعامل مع العدد الضخم من الإنزيمات النشطة في عمليات الأيض - لا بد من اتباع بعض النظم التقسيمية - ولقد أسس النظام التقسيمي القديم على أساس نوع التفاعل الكيميائي الذي يحفزه الإنزيم وما زالت هذه الطريقة تستعمل حتى الآن على نطاق واسع - لكن يجب أن يعرف الطلاب الدارسين للكيمياء الحيوية نظام الترقيم numbering system للإنزيمات - وهذا النظام قد أوصت به لجنة الإنزيمات الخاصة باتحاد الكيمياء الحيوية العالمي - وفي نظام الترقيم تُقسم الإنزيمات إلى إنزيمات ناقلة transferases ، إنزيمات التحييء (التحليل المائي) hydrolases وإنزيمات التشابه isomerases - وغيرها - ونظام الترقيم يعمل به في أغلب المنشورات والخلاصات الخاصة بأبحاث الكيمياء الحيوية - ونحن ننصح المهتمين بدراسة الإنزيمات أن يرجعوا إلى الكتب الحديثة والتي دون بعضها في نهاية هذا الفصل - هذا وسنستعمل أسماء الإنزيمات العادية أو الشائعة في هذا الكتاب .

إنزيمات التحييء أو التحليل المائي (هيدرولازات) Hydrolytic Enzymes

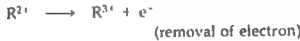
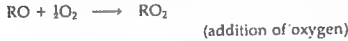
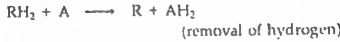
هي مجموعة من الإنزيمات تقوم بإضافة الماء إلى روابط خاصة في مادة التفاعل - وتقسيم هذا النوع من الإنزيمات كمحلات مائية يعتبر تقسيماً تعسفياً - حيث أن معظم تفاعلات التحليل المائي تكون عكسية reversible - لذا فإنه من الصواب تسمية إنزيمات التحليل المائي بإنزيمات التكثيف أو إنزيمات التمثيل condensation or synthetic enzymes



ومن أمثلة التحليل المائي أو التحييء إنزيمات الإستيريزات esterases - الكربوهيدريزات carbohydrases ، البروتيزات proteases .

إنزيمات الأكسدة - الاختزال Oxidation-Reduction Enzymes

تحتفز إنزيمات "الأكسدة - الاختزال" إزالة أو إضافة الهيدروجين ، الأوكسجين أو الإليكترونات إلى مواد التفاعل والتي بدورها تختزل أو تؤكسد في هذه العملية .



وتمثل هذه الإنزيمات مركزاً كبيراً في الأيض الخلوى - وبسبب أهميتها فإننا سنتناول وظيفتها في الأيض بتفصيل أكثر في فصل لاحق ومن أمثلة إنزيمات "الأكسدة - الاختزال" - الإنزيمات النازعة للهيدروجين (ديهيدروجينات) dehydrogenases وإنزيمات الأكسدة (أو أكسيديزات) oxidases

إنزيمات الفسفوريليزات^(١) (الفسفة) Phosphorylases

وإنزيمات الفسفوريليزات (الفسفته) تحتفز الانشقاق الفسفورى العكسى لرابطة خاصة في مادة التفاعل ومن أحسن الأمثلة لإنزيمات الفسفوريليزات هي تلك التي تحتفز إضافة عناصر حمض الفسفوريك إلى رابطة ألفا (١ ، ٤) جلوكسيد الخاصة بالنشا والجليكوجين glycogen .

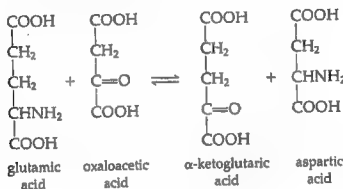
ويتشابه نشاط الفسفوريليزات نوعاً ما مع نشاط إنزيمات التحليل المائى - فيما عدا أنها تضيف عناصر حمض الفوسفوريك بدلاً من عناصر الماء .

الإنزيمات الناقلة Transferases

والإنزيمات الناقلة تحفز نقل مجموعة ما من جزيء مانح donor molecule إلى جزيء مستقبل acceptor molecule وهذا القسم من الإنزيمات كبير جداً ويشمل العديد من الإنزيمات مثل إنزيم نقل مجموعة الجليكوسيد (ترانس جليكوسيديز)

(١) قد تعرف عربياً بإنزيمات التحلل بالفسفة

transglycosidase ، إنزيم نقل مجموعة الببتيد (ترانس ببتيديزات) transpeptidases ،
 وإنزيمات نقل مجموعة الميثيل (ترانس ميثيليزات) transmethyases - وإنزيمات نقل
 مجموعة الأسيل (ترانس أسيليزات) trans acylases - ومن أحسن الأمثلة المعروفة
 لإنزيمات النقل - هو إنزيم نقل مجموعة الأمين بين حمض الأسيرتيك - الجلوتاميك
 (glutamic-aspartic transaminase) وكذلك إنزيم نقل مجموعة الأمين بين حمض
 الجلوتاميك - الأوكسالوخليك (glutamic-oxaloacetic transaminase)



إنزيمات الكربوكسيليزات (الكربكسلة) Carboxylases

وإنزيمات الكربكسلة تحفز إضافة أو نزع ثاني أوكسيد الكربون ومن أمثلتها إنزيم
 دى كربوكسيليز حمض الجلوتاميك - glutamic decarboxylase - وهذا الإنزيم يزيح CO_2
 من حمض الجلوتاميك ليعطى جاما أمينو حمض البيوترتيك γ -aminobutyric acid .

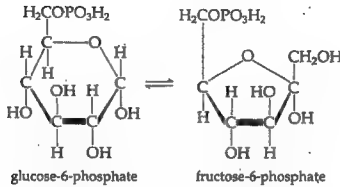


ومن أمثلة الكربوكسيليزات التي تضيف CO_2 - الإنزيم الذى يحفز إضافة CO_2 إلى
 سكر ريبولوز ثنائى الفوسفات وهو إنزيم كربوكسيليز ريبولوز ثنائى الفوسفات
 ribulose biphosphate carboxylase وهذا الإنزيم مهم فى التمثيل الضوئى حيث يحفز
 كربكسلة سكر الريبولوز ١ ، ٥ - ثنائى الفوسفات - وسنناقش هذا التفاعل فى فصل
 لاحق .

إنزيمات التشابه (أيزوميريزات) Isomerases

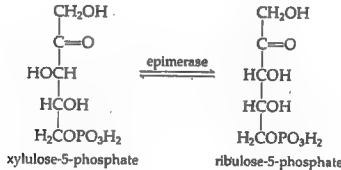
وهذه الإنزيمات تحفز التحول الداخلى لسكرات الألتوز إلى سكرات الكيتوز -
 فمثلاً إنزيم الفسفوجلوكو - أيزوميريز phosphoglucisomerase يحول سكر

جلوكوز - ٦ - فوسفات إلى فركتوز - ٦ - فوسفات



إنزيمات الإيبيميرازات Epimerases

وتحفز هذه الإنزيمات تحويل سكر ما أو أحد مشتقاته إلى مشابهة من نوع epimer - والإيبر epimer هي الجزئيات التي تختلف في تناسق ذرة كربون واحدة - وعملية تحويل الجزئ إلى مشابهة من نوع epimer تسمى epimerization - ومن أمثلتها هذا التحويل القابل للانعكاس لسكر زيليلوز - ٥ - فوسفات إلى سكر ريبيلوز - ٥ - فوسفات .



توزيع الإنزيمات في خلايا النبات Distribution of Enzymes in Plant Cells

لقد مكن تطور طرق البحث العلمي في السنوات الحديثة العلماء من دراسة النظم الإنزيمية خارج الخلايا الحية - وأدى ذلك إلى إعطائنا صورة جيدة عن توزيع وعمل الإنزيمات داخل التركيب البنائي للخلية - وتعتبر الكائنات وحيدة الخلية unicellular organisms مثل الخميرة والبكتريا والطحالب من المصادر الممتازة لدراسة الإنزيمات - وذلك لاحتواها العالي من البروتين وتركيبها الأقل تعقيداً .

وكذلك تعتبر الوظائف الفسيولوجية لجزء معين من الخلية دليلاً جيداً على وجود الإنزيمات المشتركة في هذه الوظائف - فمثلاً تعتبر وظيفة الريبوزومات - بصفة أساسية هي تخليق البروتين - لذا فإن إنزيمات عملية الترجمة translation الخاصة ببناء البروتين تكون موجودة على سطح الريبوزومات أو تكون قريبة جداً من الريبوزومات - وترتبط العديد من الإنزيمات الخاصة بالأبيض الخلوى مع عضيات الخلية - وعلى الأرجح فإن أعلى تركيزات من الإنزيمات توجد في الميتوكوندريا والكلوروبلاستيدات - وتوجد جميع إنزيمات دورة كريس وهى الإنزيمات التى تقوم بالأكسدة الكاملة لحمض البيروفك إلى CO_2 و H_2O في الميتوكوندريا بما في ذلك أيضاً الإنزيمات اللازمة لنظام نقل الإلكترون من المركبات الوسطية لدورة كريس إلى O_2 مع تكوين H_2O والتى ينتج عنها تكوين الـ ATP .

وتمتاز البلاستيدات الخضراء باحتوائها على نظم إنزيمية مختلفة فتحوى على الإنزيمات اللازمة لتفاعلات تثبيت CO_2 في عملية التمثيل الضوئى في السدى stroma - كذلك توجد السيتركرومات cytochromes في البلاستيدات الخضراء - كما توجد أيضاً في الميتوكوندريا - ويعتبر نشاط السيتركرومات مهماً لإنتاج جزيئات ATP - كذلك توجد في البلاستيدات الخضراء الإنزيمات اللازمة لتخليق الصبغات pigments (الكلوروفيلات ، الكاروتينويدات ... إلخ) .

ويوجد إنزيم دى أوكسى ريبونوكليز deoxyribonuclease في النواة - وهذا الإنزيم يحفز الانشقاق التحليلى hydrolytic cleavage لجزء DNA (ح. د ن) أما طور البلازم الأساسى (أو الأرضى) ground phase of cytoplasm (أى السيترولازم الذى لا يحتوى على أى عضيات خلوية) فيحتوى على كميات وافرة من الإنزيمات فتوجد به إنزيمات سلسلة التحلل الجليكولى ومسلك الهكسوز أحادى الفوسفات - كذلك إنزيمات التحلل المائى hydrolytic enzymes وإنزيمات الفسفوريليزات phosphorylases وبجانب الإنزيمات المرتبطة بـ أماكن خاصة داخل الخلية - توجد إنزيمات أخرى خارج الخلية extracellular digestion - وتعمل هذه الإنزيمات في الهضم خارج الخلية extracellular وكذلك في نقل المغذيات nutrients إلى داخل الخلية . فمثلاً - بعض أنواع البكتريا تستعمل البروتين والسكريات العديدة polysaccharides كمواد غذائية - هذه الجزيئات تكون كبيرة جداً ومعقدة ولا يمكن أن تحترق غشاء الخلية ، لذلك تفرز البكتريا إنزيمات تقلل أو تحتزل حجم هذه الجزيئات الكبيرة إلى درجة أصغر في الحجم وبذلك تكون لها المقدرة على اختراق الغشاء الخلوى .

وتوجد درجة محددة من تقسيم الأجنحة (الأماكن) بين الإنزيمات داخل الخلية compartmentalization - وهذا التقسيم في حالات كثيرة يتيح ارتباطاً أحسن بين الإنزيم ومادة تفاعله مما يتيح الفرصة لوجود نظم إنزيمية أكثر فعالية .

وتقسيم الأماكن أو الأجنحة بين الإنزيمات يصل إلى أعلى درجاته في الميتوكوندريا والكلوروبلاستيدات - وعلى أى حال فإن السيتوبلازم نفسه يقسم من أوله إلى آخره (كله) بالشبكة الأندوبلازمية والعضيات الخلوية الأخرى (البيرأوكسى زومات) peroxisomes والأجسام الدقيقة (microbodies) وهذا يعضد الاقتراح القائل بأن النواتج الأيضية metabolites والإنزيمات توجد في أجنحة أو أماكن مخصصة في الخلية .

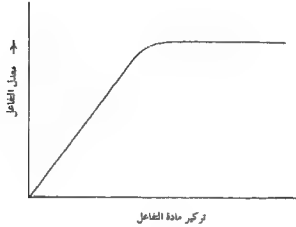
العوامل المؤثرة على النشاط الإنزيمى Factors Affecting Enzyme Activity

مثل كل التفاعلات الكيميائية - تكون التفاعلات التي تحفزها الإنزيمات حساسة للظروف الخارجية - ولأن الإنزيمات ذات طبيعة بروتينية - فإنها تكون حساسة بدرجة غير عادية للتأثيرات المتغيرة لبيئتها الذاتية (المباشرة) - وهكذا فإن تركيز مادة التفاعل ، وتركيز الإنزيم ، ودرجة الحرارة ، ودرجة تركيز أيون الهيدروجين pH - تؤثر على معدل التفاعل الإنزيمى - لأن جميع هذه العوامل تؤثر على المركز النشط للإنزيم وتؤثر على تكوين مُعقد [الإنزيم - مادة التفاعل] .

تركيز مادة التفاعل Substrate Concentration

كما هو معروف أن تكوين مُعقد [الإنزيم - مادة التفاعل] يسبق التحولات التي تحدث في مادة التفاعل - لذلك فإننا نستطيع أن نتخيل تأثير تركيز مادة التفاعل على التفاعل الذى يحفزه الإنزيم . وعادة يكون حجم جزيء الإنزيم أكبر بكثير من حجم مادة التفاعل . فإذا اعتبرنا الإنزيم جزيء عملاق ، ويكون محاطاً بتركيزات منخفضة نسبياً من مادة التفاعل التي يكون بعضها قريباً وبعضها يكون بعيداً عن المركز النشط ، وبسبب وجود مادة التفاعل بتركيز منخفض ، فإن المركز النشط للإنزيم قد لا يشغل بالكامل - هذا بالإضافة إلى أنه في حالة إخلاء المركز النشط للإنزيم - فربما تمر فترة وجيزة قبل أن يشغل المركز النشط مرة ثانية بمجزيئات أخرى من مادة التفاعل ومن الواضح أن الإنزيم لا يعمل بكفاءته القصوى تحت هذه الظروف - وإذا ازداد تركيز مادة التفاعل ، فإن عدد المجزيئات الموجودة بجوار المركز النشط تزداد ، وبذلك تزداد

فرصة الاتصال بالمركز النشط ، لذلك إذا ثبتنا تركيز الإنزيم فإن زيادة تركيز مادة التفاعل يترتب عليه زيادة في معدل تحفيز الإنزيم للتفاعل .



شكل ١٠ - ٢ : أثر تركيز مادة التفاعل النموذجي (المثال) على معدل تحفيز الإنزيم للتفاعل .

أما إذا ازداد تركيز مادة التفاعل لدرجة تشبع saturation المركز النشط للإنزيم ، فإن الإنزيم في هذه الحالة يعمل بكفاءته القصوى maximum efficiency هذا مع تثبيت جميع العوامل الأخرى .

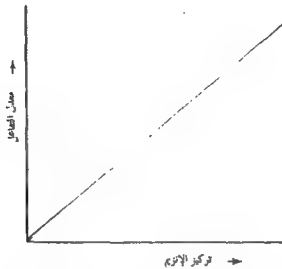
وإذا ازداد تركيز مادة التفاعل أكثر من ذلك ، فإننا لا نجد لهذه الزيادة أى تأثير على معدل التفاعل ، ويوضح شكل (١٠ - ٣) هذه العلاقات .

تركيز الإنزيم Enzyme Concentration

عندما نأخذ في الاعتبار تأثير مادة التفاعل على معدل التفاعل الإنزيمى - فإننا نكون قادرين أيضاً على تفهم - لماذا تسبب الزيادة في تركيز الإنزيم - زيادة معدل التفاعل الإنزيمى . فإذا افترضنا أن المراكز النشطة للإنزيم قد تشبعت بمادة التفاعل عند تركيز ما من تركيزات الإنزيم ، وعلى هذا فإن أى إضافة في مادة التفاعل لا يترتب عليها زيادة في سرعة التفاعل الإنزيمى - وفي هذه الحالة - إذا ازداد تركيز الإنزيم فمعنى هذا أن عدد المراكز النشطة قد ازداد ، وازدادت فرصة الاتصال التفاعلى reactive contact بين الإنزيم ومادة تفاعله .

وعندما نقيس نشاط إنزيم ما فإننا نستعمل تركيزات منخفضة من الإنزيم مع

تركيزات مرتفعة من مادة التفاعل ، وتحت هذه الأحوال ، فإن معدل النشاط الإنزيمي يكون في أقصاه مهما كان تركيز الإنزيم المستعمل ، طالما كان تركيز الإنزيم منخفضاً بدرجة كافية تسمح بالاتصال المستمر بين مراكز النشاط وجزيئات مادة التفاعل - وفي هذه الحالة فإننا نلاحظ أن معدل التفاعل يتناسب تناسباً طردياً مباشراً مع تركيز الإنزيم (لاحظ شكل ١٠ - ٣)



شكل ١٠ - ٣ : التأثير النموذجي لتركيز الإنزيم على معدل التفاعل - تركيز مادة التفاعل يكون عالياً بدرجة كافية تسمح بشغل المراكز النشطة باستمرار .

ويجب ألا ننسى أنه إذا كان تركيز مادة التفاعل منخفضاً نسبياً - فإن زيادة تركيز الإنزيم يترتب عليه زيادة معدل التفاعل حتى درجة معينة ، بعدها يظل معدل التفاعل ثابتاً . وبعبارة أخرى فإن زيادة تركيز الإنزيم يكون له نفس تأثير زيادة تركيز مادة التفاعل على معدل التفاعل الإنزيمي (شكل ١٠ - ٣) .

وتوضع أشكال (١٠ - ٢) و (١٠ - ٣) كيفية تحليل حركيات التفاعل kinetics of reaction (دراسة معدلات التفاعل أو السرعة التي بها تحدث) .

ومن الممكن تقييم معدلات التفاعل تبعاً لرتبة حركيتها kinetic order (درجة اعتماد معدل التفاعل على تركيزات المواد المتفاعلة) - فمثلاً - نحن نسمى الجزء المستقيم من الخط في الرسم البياني (أشكال ١٠ - ٢ ، ١٠ - ٣) بالرتبة الأولى first order ، لأن معدل التفاعل يتناسب تناسباً طردياً مباشراً مع تركيز مادة التفاعل أو الإنزيم ، وبعد أن يستوى معدل التفاعل بعيداً عن التغيرات الانحدارية (شكل ١٠ - ٢) - يقال أن هذا

المعدل من رتبة الصفر zero order ، لأن معدل التفاعل يكون مستقراً عن تركيز مادة التفاعل ويدل هذا على أن الإنزيم يعمل بفاعليته القصوى .

درجة الحرارة Temperature

كما يحدث مع كل التفاعلات الكيميائية ، فإن التفاعل الذى يحفزها الإنزيم يتأثر بدرجة الحرارة ، وعلى أى حال فإن الطبيعة البروتينية للإنزيم تجعلها حساسة للتغيرات الحرارية على وجه الخصوص ، وتحدد درجة نشاطها فى مجال ضيق من درجة الحرارة وذلك بالمقارنة بالتفاعلات الكيميائية العادية .

فعند درجة الصفر المئوى ، فإن معدل التفاعل الذى يحفزها الإنزيم يكون مساوياً للصفر من الوجهة العملية - وبزيادة درجة الحرارة فإن معدل التفاعل يزداد بمعدل ثابت - وفى العادة فإن المعامل الحرارى للتفاعلات الإنزيمية يكون فى حدود (٢,٥) وذلك حتى درجة ٥٢٥ م أى أن معدل التفاعل يتضاعف مرتين ونصف لكل زيادة فى درجة الحرارة مقدارها ١٠ م حتى ٥٢٥ م .

ويشارك عاملان فى هذه الظاهرة :

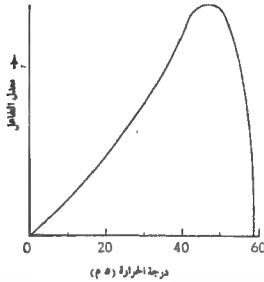
(١) زيادة الطاقة الحركية الذاتية kinetic energy لكل من الإنزيم ومادة التفاعل .

(٢) زيادة فرصة التصادم collision بين الإنزيم ومادة التفاعل - كنتيجة لزيادة معدل إثارته agitation برفع الحرارة .

وعند الاقتراب من درجة ٥٣ م - فإن العوامل المؤدية إلى تغير طبيعة الإنزيم denaturation - تصبح أكثر وضوحاً فى أثرها - ومن الجدير بالذكر أن التركيب الجزيئى المعقد للإنزيم - يشكل عاملاً أساسياً فى نشاط التحفيز (النشاط التحليلي للإنزيم) ، وهذا التركيب يحتفظ بنموذجه المزد من طريق العديد من الروابط الهيدروجينية الضعيفة - ويسبب رفع درجة الحرارة شد هذه الروابط وكسرها فى النهاية - وتقطع إحدى هذه الروابط يسهل تقطيع الرابطة التى تليها ، وهكذا حتى لا يستطيع الإنزيم أن يحتفظ بتركيبه متكاملًا ويفقد قوته الحفزية أو التحليلية كاملاً ويحدث انهيار Collapse لتركيب الإنزيم برفع درجة الحرارة عن حد معين أو بالعوامل الأخرى التى تؤدى إلى تغير التركيب الإجمالى لجزء البروتين (تغير الطبيعة denaturation) أى فقد الخواص الطبيعية .

وفقد الخواص الحفزية للإنزيم catalytic properties يكون حاداً نوعاً ما ، وفى

الأحوال النموذجية يبدأ هذا الفقد عند حوالى درجة ٣٠° م ويكون كاملاً عندما تقترب درجة الحرارة من ٦٠° م (لاحظ شكل ١٠ - ٤) .



شكل ١٠ - ٤ : التأثير النموذجي لدرجة الحرارة على تحفيز الإنزيم للتفاعل

ويجب أن نُدخل في الاعتبار عامل الوقت عندما نناقش تأثير درجة الحرارة على معدل النشاط الإنزيمى .

فى شكل (١٠ - ٤) يمكن أن نلاحظ أن معدل التفاعل الإنزيمى يصل إلى أقصاه عند اقتراب درجة الحرارة من ٥٤° م - وعلى هذه الدرجة تبدأ عملية التحطيم للتركيب الجزيئى للإنزيم ، فإذا ترك التفاعل الإنزيمى على هذه الدرجة لأى فترة من الوقت ، يحدث هبوط تدريجى للنشاط الإنزيمى .

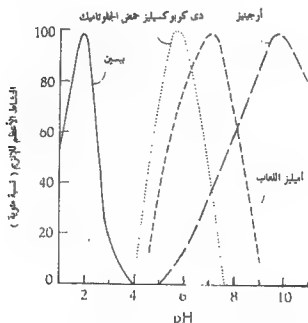
تركيز أيون الهيدروجين pH Hydrogen Ion Concentration

تحدث التغيرات فى درجة تركيز أيون الهيدروجين (pH) تغيراً فى طبيعة تركيب الإنزيم الجزيئى ، ويترتب على ذلك فقد نشاطه التحفيزى ، ولكن هذا لا يبدو أنه هو الأثر الأكبر لتركيز أيون الهيدروجين على التفاعلات الإنزيمية .

ومن الوجهة المثالية ، فإن لكل إنزيم درجة تركيز أيون هيدروجين مثلى optimum

pH ، وحدوث تغير على الجانب القلوى أو الحمضى لهذه الدرجة المثل يترتب عليه حدوث انحدار فى النشاط الإنزيمى ومن المعروف أن البروتينات تملك مجاميع أيونية ionic groups عديدة وهذه المجاميع الأيونية قد تكتسب أو تفقد شحنات تبعاً لتركيز أيون الهيدروجين الخاص ببيئتها الذاتية ، فإذا كانت هذه المجاميع المتأينة تشكل مجاميع فعالة functional أى تشكل جزءاً من المركز النشط للإنزيم - وأن تكوين معقد [الإنزيم - مادة التفاعل] يعتمد على الحالة الأيونية لهذه المجاميع ، لذلك فمن السهل أن نتخيل كيفية تأثير التغير فى درجة pH على درجة النشاط الإنزيمى ، هذا بالإضافة إلى أن مادة التفاعل . كما يحدث فى كثير من الأحوال تكون فى الحالة الأيونية لذا فهى تتأثر أيضاً بالتغير فى درجة الـ (pH) ، خصوصاً إذا كانت الحالة الأيونية لمادة التفاعل عاملاً مهماً لحدوث التفاعل - كذلك فإن الفعالية الكلية للحفز الإنزيمى يمكن توقفها على درجة (pH) التى تكون عندها أكبر عدد من جزيئات مادة التفاعل على الحالة الأيونية .

ومن المناقشات السابقة نستطيع أن نستنتج أن الإنزيمات المختلفة لها مستويات مختلفة على درجة (pH) التى تكون عندها أكبر عدد من جزيئات مادة التفاعل على الحالة الأيونية .



شكل ١٠ - ٥ : تأثير درجة تركيز أيون الهيدروجين (pH) على نشاط إنزيم البسين وأميليز اللعاب ، ودى كربوكسيليز حمض الجلوتاميك والأرجينيز

Inhibitors المثبطات

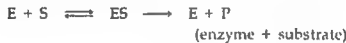
حيث أن الإنزيمات هي بروتينات - لذا فإنها تملك مجاميع فعالة مختلفة ولها المقدرة على التفاعل أيضاً مع العديد من المركبات الأخرى بخلاف مادة التفاعل .

ويؤدى تفاعل الإنزيم مع المواد الأخرى بخلاف مادة تفاعله العادية - إلى تغير في تركيب الإنزيم اللازم لنشاطه التحليلي أو الحفزي - وبذلك يقل النشاط الإنزيمي أو يوقف بالكامل .

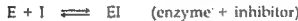
والمثبطات الإنزيمية enzyme inhibitors إما أن تكون تنافسية (competitive) أو لا تنافسية (noncompetitive) ، وبعض الكيمائيين الحيويين يعتقدون بوجود نوع ثالث من المثبطات هي المثبطات عديمة التنافس (uncompetitive inhibitors) وهي تختلف قليلاً عن المثبطات اللاتنافسية ، ولكننا سنحدد مناقشاتنا للمثبطات التنافسية واللاتنافسية .

Competitive inhibitors المثبطات التنافسية

وهي تشابه من الوجهة التركيبية مع جزيئات مادة التفاعل وربما في بعض الحالات تحتل مراكز الإنزيم النشطة لذا فإن المعقد المتكون يكون قابلاً للانعكاس وغير نشط ولا تتكون نواتج التفاعل ، وبعبارة أخرى فإن المشابه التركيبي (structural analogs) يتنافس مع جزيء مادة التفاعل الطبيعية على مراكز الإنزيم النشطة ، وتسمى المواد التي تسلك مثل هذا الأسلوب بالمثبطات التنافسية (Competitive inhibitors) ويسمى تثبيط هذه المواد باسم التثبيط التنافسي Competitive .

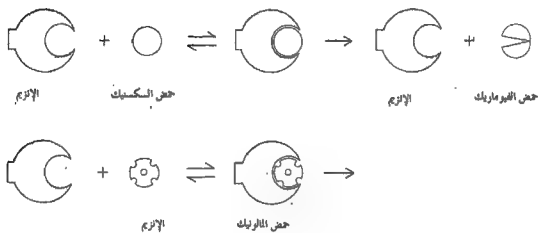


or



ويمكن التغلب على التثبيط التنافسي وذلك بزيادة تركيز مادة التفاعل حتى تُشغَّل جميع مراكز الإنزيم النشطة بها . وأحد الأمثلة التقليدية للتثبيط التنافسي هو تثبيط حمض المالمونيك (malonic acid) لإنزيم ديهيدروجينيز حمض السكسينيك (Succinic acid dehydrogenase) ، وهذا الإنزيم يحفز تحويل حمض السكسينيك إلى حمض الفيوماريك (fumaric acid) ويتشابه المثبط (حمض المالمونيك) بدرجة كبيرة في تركيبه الكيميائي مع

مادة التفاعل الطبيعية للإنزيم وهي حمض السكسينيك

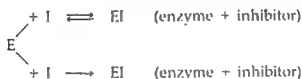


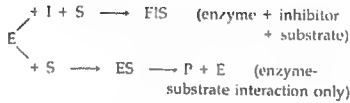
شكل ١٠ - ٦ : التثبيت التنافسي يشابه حمض المالمونيك في تركيبه مع حمض السكسينيك لذلك يمكن أن يشغل مراكز الإنزيم البشطة بدلاً من السكسينيك

ويكون من نتيجة ذلك أن المثبط تكون له المقدرة على أن يشغل أو يحتل المركز النشط للإنزيم - وعلى هذا الأساس فإن حمض المالمونيك يكون مثبطاً تنافسياً حيث أن زيادة تركيز مادة التفاعل (حمض السكسينيك) تؤدي إلى التغلب على تثبيط حمض المالمونيك (لاحظ شكل ١٠ - ٦)

المثبطات اللاتنافسية (noncompetitive inhibitors)

وعلى النقيض من المثبطات التنافسية ، فإن المثبطات اللاتنافسية لا تتنافس مع مادة التفاعل في حد ذاتها (per se) على مركز الإنزيم النشط ، وعلى هذا فإن التثبيت اللاتنافسي لا يمكن التغلب عليه كاملاً عن طريق زيادة تركيز مادة التفاعل ، وبصفة عامة فإن المثبط اللاتنافسي يتفاعل إما مع جزء من الإنزيم لا يشترك في النشاط التحليلي أو الحفزي (المركز النشط) وإما أن يتفاعل مع معقد [الإنزيم - مادة التفاعل] ، وتكون العلاقة بين الإنزيم و مادة التفاعل و المثبط اللاتنافسي كالآتي :





وفي علاقة (الإنزيم - المثبط) - عادة ما يكون التثبيط بسبب تحويل تركيب الإنزيم والذي تكون نتيجته تحطيم مقدرة أو قابلية الإنزيم ومادة التفاعل على أن يتفاعلا - أما في علاقة الإنزيم - المثبط - مادة التفاعل^٤، فإن المثبط يصير مركب (الإنزيم - مادة التفاعل) غير نشط .

ملحوظة : ارجع إلى قائمة القراءات المقترحة للاطلاع على بعض كتب الكيمياء الحيوية الحديثة والتي تمد الدارس بمعلومات قيمة وعميقة عن حركية الإنزيمات ، والمثبطات - الألوسترزم allosterism وتنظيم الإنزيمات enzyme regulation حيث أن هذه المراجع تخرج عن مجال هذا الكتاب .

الأسئلة

- ١٠ - ١ ما هو الإنزيم من الوجهة التركيبية والوظيفية؟
- ١٠ - ٢ على الرغم من أن اصطلاح التنشيط "activation" لا يستعمل عادة في الإشارة إلى مادة التفاعل - ما الذى يعنى بتنشيط مادة التفاعل ؟
- ١٠ - ٣ يستعمل اصطلاح تنشيط activation في العادة لعملية تنشيط الإنزيم - ماذا يعنى تنشيط الإنزيم ؟ هل يتعلق الاصطلاح بطاقة التنشيط ؟ وضع .
- ١٠ - ٤ اشرح معنى الاصطلاحات : طاقة التنشيط energy of activation ، الصورة الوسطية intermediate form (حالة الانتقال transition state) ، الناتج product وذلك فيما يخص بالتفاعلات التحفيزية للإنزيم enzyme catalyzed reaction .
- ١٠ - ٥ كيف يعمل الإنزيم لحفظ طاقة التنشيط لتفاعل معين ؟ وهل تلعب مادة التفاعل دوراً ما في تحويلها إلى الصورة الوسطية خلال التفاعل الذى يحفزها الإنزيم ؟
- ١٠ - ٦ هل الإنزيمات متخصصة فقط لمواد معينة ؟ وضع .
- ١٠ - ٧ بين الأحداث التى يتوقع أن تحدث من معدل تكوين الناتج في تفاعل يحفزها الإنزيم ؟
- ١٠ - ٨ حدد ما يأتى: العوامل الغير عضوية المساعدة ، المجموعة المرتبطة ، الإنزيم الجرد ، القرين أو المرافق الإنزيمى ، والبروتين المرتبط .
- ١٠ - ٩ أذكر بعض المرافقات الإنزيمية - ما هو دور المرافقات الإنزيمية ؟ اعطى مثلاً في توضيحاتك - ما هى علاقة الفيتامينات بالمرافقات الإنزيمية ؟
- ١٠ - ١٠ يعتمد نظام تقسيم الإنزيمات على نوع التفاعلات الكيميائية التى تحفزها . اعطى بعض الأمثلة (بالاسم) للتفاعلات الإنزيمية ؟ ما هى أسس الوسائل الجديدة لتقسيم الإنزيمات - ارجع إلى كتب الكيمياء الحيوية في حالة الضرورة .
- ١٠ - ١١ ما هى درجة توزيع أو تقسيم الإنزيمات في أجنحة أو أماكن Compartmentalization في الخلايا النباتية ؟
- ١٠ - ١٢ أوصف العوامل التى تؤثر على معدل التفاعلات التى تحفزها الإنزيمات ؟

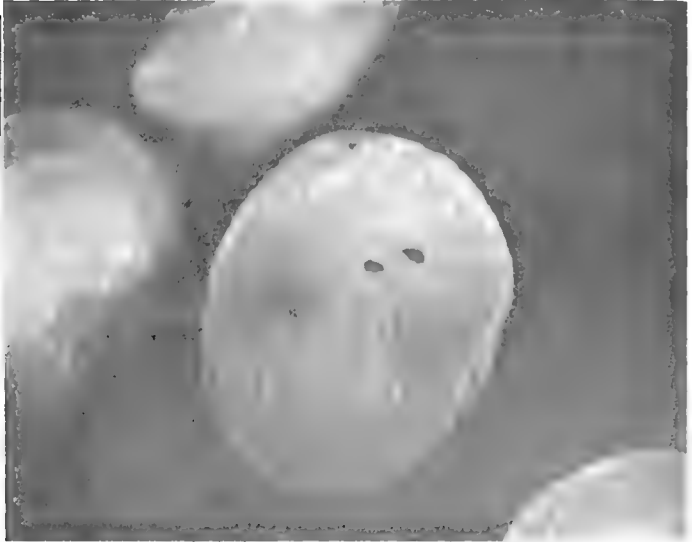
قراءات مقترحة

- Bohinski, R.C. 1979. *Modern Concepts in Biochemistry*, 3rd ed. Boston: Allyn and Bacon.
- Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.
- McGilvery, R.W., with G. Goldstein. 1979. *Biochemistry: A Functional Approach*. Philadelphia: Saunders.
- Metzler, E.D. 1977. *Biochemistry*. New York: Academic Press.
- Preiss, J., and T. Kosuge. 1976. Regulation of enzyme activity in metabolic pathways. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Smith, H., ed. 1977. *The Molecular Biology of Plant Cells*. Berkeley: University of California Press.
- Stryer, L. 1981. *Biochemistry*, 2nd ed. San Francisco: Freeman.



الكربوهيدرات^(١)

Carbohydrates



صورة إلكترونية دقيقة مجسمة لخبيات النشا من خلايا أندوسيرم الليرة . التكبير $\times 6500$

Courtesy of C.D. Boyer, The pennsylvania State University.

مهداه من .

(١) كلمة كربوهيدرات Carbohydrates كلمة مشتقة من اللغة الإغريقية اللاتينية Græco-Latin وهى تعنى « الكربون المائى » "Watered-Carbon" وغير ترجمة عربية لها هو الكربوماتيات إلا أن اصطلاح كربوهيدرات شائع الاستخدام عربياً ولذلك سوف نستخدمه . جاء هذا الاصطلاح (الكربوهيدرات) عن طريق اللبس بين العلماء الأوائل حيناً وضعوا نازعات الماء (مثل حمض H_2SO_4 المركز) على هذه المركبات فأدى ذلك إلى كرهتها لذلك فقد كان اعتقادهم بأنها عبارة عن كربون مائى وقد ثبت عدم صحة ذلك بالطبع فيما بعد إلا أن الاصطلاح ظل كما هو .



كما يدل الاصطلاح فإن الكربوهيدرات عبارة عن مجموعة من المواد العضوية محتوية على عناصر الكربون والهيدروجين والأكسجين بنسبة ١ : ٢ : ١ بصفة عامة . إلا أن هذا التعريف اتسع ليشمل مركبات تحتوى على النتروجين والكبريت وكذلك المركبات التى لا تنطبق فيها بدقة نسبة ١ : ٢ : ١ لعناصر الكربون والهيدروجين والأكسجين ، وبالتالي فإن الكربوهيدرات (الكربومائيات) تعتبر الدهيدات عديدة الأيدروكسيل polyhydroxy aldehydes أو كيتونات عديدة الأيدروكسيل polyhydroxy ketones ومشتقاتها .

تعتبر الكربوهيدرات مهمة للنبات من عدة أوجه . أولاً : تمثل المواد الكربوهيدراتية وسيلة لتخزين الطاقة المتحولة من الضوء فى عملية التمثيل الضوئى - تلك الوظيفة التى تعتبر ذات أهمية قصوى لكل من النبات والحيوان . ثانياً : تعتبر المواد الكربوهيدراتية مكونات مهمة للأنسجة الدعامية التى تمكن النبات من النمو قائماً والتى قد يصل ارتفاعه فى بعض الأحيان إلى ٤٠٠٠ قدم . ثالثاً : تمد المواد الكربوهيدراتية النبات بالهياكل الكربونية اللازمة لبناء المركبات العضوية التى تكون النبات .

تقسيمها Their Classification

من الممكن تقسيمها على وجه التقريب إلى ثلاث فئات : وهى السكريات الأحادية monosaccharides^(١) وسكريات الأوليجو oligosaccharides^(٢) والسكريات العديدة polysaccharides^(٣) المجموعة الأولى وهى السكريات الأحادية والتى تعتبر أقل المواد الكربوهيدراتية تعقيداً لا تعطى عند تحليلها مائياً مواد كربوهيدراتية أبسط . وإذا تمسكنا بالتعريف الأصلى للكربوهيدرات (أى هيدرات الكربون hydrates of carbon) ، ففى هذه الحالة يجب أن نعتبر المركبات ثنائية الكربون مثل الفورمالدهيد formaldehyde وحمض الخليك acetic acid من ضمن المواد الكربوهيدراتية ، ولكن كما هو معروف فإن هذين المركبين ينقصهما بعض الخواص الكيماوية والطبيعية المرتبطة بالمواد الكربوهيدراتية . وتشكل السكريات الأحادية الوحدات النباتية للسكريات الأكثر تعقيداً مثل سكريات الأوليجو والسكريات العديدة . وسكريات الأوليجو تعتبر بسيطة

(١) المقطع mon (لاتينى) يعنى أحادى أو مفرد

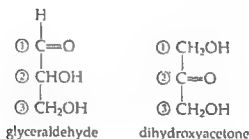
(٢) المقطع oligo كلمة يونانية تعنى القليل little or few

(٣) المقطع poly (لاتينى) يعنى عديد - وقد تعرب الكلمة فى جملتها « بالسكراتك العديدة »

نسبياً - حيث إنها تتكون من جزيئين أو أكثر من السكريات الأحادية والتي ترتبط مع بعضها بروابط جليكوسيدية glycosidic linkages (الروابط التساهمية بين السكريات) . على التقيض من ذلك فإن السكريات العديدة تكون جزيئاتها معقدة ذات أوزان جزيئية عالية وتتكون من عدد كبير من السكريات الأحادية مرتبطة مع بعضها من خلال الروابط الجليكوسيدية . والحدود الفاصلة بين سكريات الأوليجو والسكريات العديدة غير محددة تماماً ، حيث أننا يمكن أن نعتبر جزيئاً كبيراً من سكر الأوليجو من ضمن السكريات العديدة أو جزيئاً صغيراً من السكريات العديدة من ضمن سكريات الأوليجو .

السكريات الأحادية Monosaccharides

أبسط الكربوهيدرات الذائبة هي المركبات ثلاثية الكربون أى الدهيد الجليسرول (جليسر الدهيد glyceraldehyde) وثنائى أيدروكسيل الأسيتون (دى هيدروكسى أسيتون dihydroxyacetone)



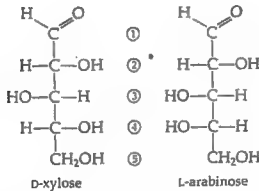
وتأمل المركبين السابقين يساعدنا على فهم الاصطلاحات العامة المستخدمة لوصف السكريات . فعلى سبيل المثال تقسم السكريات الأحادية تبعاً لعدد ذرات الكربون الموجودة في الجزيء ، لذا فإننا نسمى الدهيد الجليسرول وثنائى أيدروكسيل الأسيتون بالسكريات الثلاثية (الكربون) (تريوزات trioses)^(١) . لاحظ أيضاً في هذين المركبين أن إحدى ذرات الكربون تحمل أوكسيجيناً كربونيل Carbonyloxygen ، الذى يوجد على ذرة الكربون الأولى لمركب الدهيد الجليسرول معطياً بذلك مجموعة ألدهيدية aldehyde group ، أو على ذرة الكربون الثانية في مركب

(١) المقطع tri (لائنى) يعنى ثلاثة

ثنائي أيدروكسيل الأسيتون معطياً بذلك مجموعة كيتونية keton group ، ولذلك فمن الممكن أن نميز بين المركبين ثلاثي الكربون بإطلاق اسم ألدوز aldose على الدهيد الجليسرول وإطلاق اسم كيتوز ketose على ثنائي أيدروكسيل الأسيتون . تُعرف مجموعتا الألدهيد والكيتون بالجاميع المختزلة (reducing groups) ، وذلك بسبب قابليتها للأكسدة ببعض المركبات المعينة حيث تختزل هذه المركبات بدورها في التفاعل ، وتُسمى السكريات التي تحتوى على تلك المجموعتين (الألدهيد والكيتون) بالسكريات المختزلة reducing sugars .

البنتوزات Pentoses^(١)

هي سكريات خماسية الكربون - ونادراً ما توجد على صورة ذائبة في الحالة الحرة في سيتوبلازم الخلية ، حيث أنها توجد بوفرة تماماً كمكونات لبعض الكربوهيدرات المعقدة في النبات . وهكذا فإن م - زيلوز D-xylose^(٢) ، ي - أرابينوز L-arabino^(٣) يكونان موجودين في النبات كمكونين للزيلانات xylans والأربينات arabans على التوالي وهما سكريات عديدة كبيرة الحجم ذات وظيفة تركيبية في الجدار الخلوى .

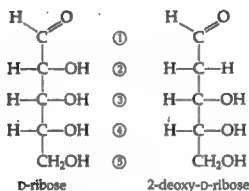


(١) (penta)pent (لاتينية) تعنى خمسة لذلك فقد تعرف عريباً باسم السكريات الخماسية أو السكريات ذات الخمس ذرات كربون .

(٢) كلمة arabin تعنى العربى - وهذه المناسبة فإن كلمة سكر (وسكريات) هي كلمة عربية أدخلها علماء الغرب إلى اللغات اللاتينية المختلفة وقد عرفت بـ "saccharides" - أما كلمة xylo كلمة لاتينية تعنى الخشب . Wood

(٣) الحرف D هو الحرف الأول من الكلمة اللاتينية dexter - وهى تعنى اليميني أو على الجانب الأيمن - أما الحرف L فهى الحرف الأول من الكلمة اللاتينية levo أى اليسارى وللتمييز بينها عريباً فيمكن اختصار كلمة عيسى (م) وكلمة يسارى (ي) حيث تشتركان في الحرف الأول « ي »

بالإضافة إلى الزيلوز والأرابينوز الخماسيان ، فإن سكريات م - ريبوز D-ribose ، ٢ - دى أوكسى - م - ريبوز 2-deoxy D-ribose الخماسيان يوجدان شائعين في النبات كأحد مكونات الأحماض النووية ، كما تحتوى مرافقات إنزيمية معينة هامة في تفاعلات نقل الأوكسيجين والمجموعات group transfer reactions تحتوى على م - ريبوز كمكون لتركيبها .



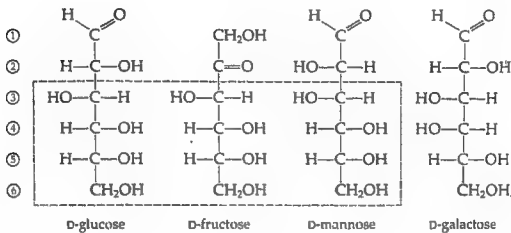
لاحظ التشابه الوثيق بينهما . وهذان البنزان (الخماسيان) يختلفان فقط في المكونات حول ذرة الكربون الثانية ، فبدلاً من مجموعة الأيدروكسيل التى توجد على يمين ذرة الكربون الثانية فى م - ريبوز ، توجد ذرة هيدروجين فى سكر ٢ - دى أوكسى م - ريبوز (كلمة deoxy « دى أوكسى » تعنى بدون أوكسيجين) . وهذان السكران هما جزء من تركيب النيوكليوتيد للأحماض النووية .

الهكسوزات ^(١) Hexoses

الهكسوزات هى سكريات سداسية الكربون . وهناك أربع سكريات هكسوزية وهى - م - جلوكوز D-glucose ، وم - فركتوز D-fructose ، وم - مانوز D-mannose ، وم - جالاکتوز D-galactose وتوجد هذه الهكسوزات إما كمكون للكربوهيدرات الأكثر تعقيداً أو على حالة حرة فى الخلية ، وبصفة عامة فإن الجلوكوز والفرکتوز هما فقط الهكسوزان الوحيدان اللذان يوجدان ذائبين على حالة حرة .

(١) المقطع hex (hexa) (لاتينية) يعنى ستة فهى تعرف عربياً بالسكريات سداسية الكربون أو ذى الست

ويمكننا أن نلاحظ بسرعة الاختلافات التركيبية البسيطة بين الهكسوزات - ففي الثلاث هكسوزات الأولى توجد الاختلافات فقط حول ذرتي الكربون الأولى والثانية . يختلف الفركتوز عن كل من الجلوكوز والمانوز في كونه سكر سداسي كيتوني بينما الآخرين ألدوزان - أما بقية ذرات الكربون الأربع الأخرى فلا يوجد حولها أى تغيرات وتكون متماثلة تماماً في السكريات الثلاثة . ويختلف الجالاكتوز عن الجلوكوز في موضع مجموعة الأيدروكسيل على ذرة الكربون الرابعة فقط .

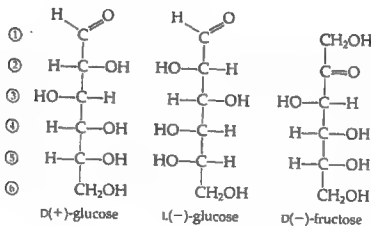


وتتميز الهكسوزات باحتوائها على ذرات كربون غير متماثلة asymmetric (تحتوى على أربع مجاميع لإحلال مختلفة) وبذلك تسمح بوجود ثنائيات من المشابهات الفراغية diastereoisomers والتي تختلف في خواصها الفيزيائية والكيميائية والبيولوجية ، ولذلك فهي تعرف بأسماء مختلفة ألا وهى الجلوكوز والمانوز والجالاكتوز وهكذا . وهذه السكريات ربما يكون لها صورة مرآة (معكوسة) تعرف بإنعكاس المرآة (enantiomers)^(١) أو قد تعرف بالمشابهات الضوء عكسية) وهذه المشابهات لها نفس الخواص الفيزيائية فيما عدا الدوران البصرى أو الانحراف البصرى optical rotation ونحن نعنى بالانحراف أو الدوران البصرى تحول أو انحراف الضوء المستقطب polarized light النافذ خلال محاليل نقية من هذه المشابهات الضوئية إما أن يدور جهة اليسار أى يسارى الدوران (الانحراف) (levorotatory) وإما أن ينحرف أو يدور جهة اليمين أى يمينى الدوران أو الانحراف (dextrorotatory) معتمداً على صورة المرآة الموجودة .

(١) enantiomers هذا الاصطلاح يعنى وجود زوج من المركبات المتشابهة تركيباً كلاً منهما ذا صورة مرآة معكوسة للأخر .

وبصفة تقليدية فإن الحرف المائل d أى م أو علامة (+) توضع قبل اسم السكر إذا كان الدوران يمينى ، أما الحرف المائل l أو علامة (-) فتشير إلى الدوران اليسارى (بالطبع للضوء المستقطب) . وبالتالي فإننا نجد م (+) جلوكوز ، و ل (-) جلوكوز glucose (-) l و glucose (+) d .

وبالرغم من استخدام م ، أو ل (- , d , or - , l) (+ or -) للدلالة بعض الشيء حول الصفات البصرية للسكريات ، إلا أنها لا تعطى أى معلومات عن التناسق Configuration حول مراكز عدم التناظر فى الجزيء . وقد استنبط نظاماً آخر بنى على أساس الخواص التناسقية Configurational Properties بدلاً من الخواص الضوئية ، وذرة الكربون التى تستعمل كدليل أو مفتاح للرمز فى هذا النظام هى ذرة الكربون الغير متناظرة ذات الرقم الأكبر ، ففي حالة الهكسوزات فإن هذه الذرة تكون رقم خمسة (بالطبع حيث أنها الأكبر رقماً فى الترتيب) ، ويقال لمجموعة الأيدروكسيل المتصلة بهذه الذرة (رقم ٥) أنها إما فى الوضع م (أى D) أو فى الوضع ل (أى L) . وعندما نكتب التركيب الكيميائى لسكر ما على الورق ، فإننا نكتب الهيدروكسيل على ذرة الكربون رقم ٥ على يمين السلسلة فى حالة إذا كان الهكسوز م هكسوز (D-hexose) . أما فى حالة سكر ل - هكسوز فإننا نكتب الأيدروكسيل على يسار السلسلة كما هو موضح فى الصيغة التركيبية للجلوكوز والفركتوز ومن الناحية العملية فإن جميع السكريات التى وجدت فى النبات هى من التناسق اليمينى (م) D- Configuration . والحالة النادرة التى وجد فيها ل - جالكتوز L-galactose هو المكون للأجار agar .

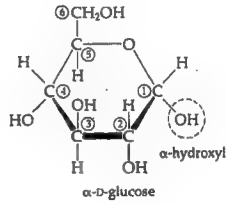
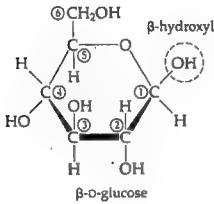


التركيب الحلقى Ring structure

أثناء مناقشتنا للكربوهيدرات ، فإننا اعتبرنا السكريات ذات تركيب ذى سلسلة

مستقيمة فقط ، إلا أنه في الحقيقة وجدت الكربوهيدرات على نطاق واسع في صورة دائرية أو حلقة cyclic or ring form . في سلسلة الكربون للجلوكوز توجد أربعة مراكز غير متناظرة (وهى الكربون رقم ٢ ، ٣ ، ٤ ، ٥) فإذا ما تقاربا كربونى رقم ١ ، ٥ بدرجة كبيرة ، كما يجب أن يحدث في المحلول ، فقد تتكون قطرة من الأوكسجين بين هذين الوضعين من الكربون ويكون نتيجة ذلك تكوين مجموعة أيدروكسيل على ذرة الكربون رقم ١ ، وبذلك ينشأ مركز جديد من عدم التناظر حول ذرة الكربون رقم ١ ، وبذلك فإن جزيء الجلوكوز الآن له خمس ذرات كربون غير متناظرة بدلاً من أربع ، ومجموعة الأيدروكسيل المتكونة الجديدة من الممكن أن تكون إما في الوضع ألفا α - أو في الوضع بيتا β على ذرة الكربون رقم ١ وبذلك تضيف مظهراً جديداً لتقسيمنا للكربوهيدرات .

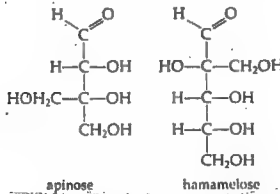
ويظهر في الشكل التالى سكريات [بيتا - جلوكوز β -D-glucose ، ألفا - م - جلوكوز α -D-glucose] تبعاً لتناسق هاورث Haworth configuration (أى التوزيع الفراغى المجسم Stereo chemical)



وعلى الرغم من أن ألفا - وبيتا - م - جلوكوز (α - and β -D-glucose) متشابهان تركيبياً بدرجة كبيرة ، إلا أنهما يختلفان في خواصهما الفيزيائية والكيميائية والبيولوجية . فمثلاً يكون بيتا - م - جلوكوز الوحدات التركيب بنائية للسيلولوز Cellulose عديد سكارك الجدار الخلوى ذى التركيب الدعامى الواضح وظيفياً هنا ، بينما ألفا - م - جلوكوز يكون الوحدات البنائية لعديد السكارك ألا وهو النشا starch الذى يعتبر من أكثر المواد المخزنة شيوعاً في النبات .

السلسلة المتفرعة Branched chain

وجد في النباتات سكران أحاديان ذوى سلسلتين متفرعتين ذات منشأ طبيعي . إحداهما سكر خماسي الكربون يسمى أبينوز apinose ، أما الآخر فهو سكر سداسي الكربون يسمى هاماميلوز hamamelose (22) . ويوجد سكر الأبينوز في البقدونس (قد يُسمى أيضاً المقدونس parsley) ونبات خشب السهم arrowwood^(١) كمكون لثلاث جليكوسيدات مختلفة على الأقل . أظهرت الدراسات أن سكر الأبينوز واسع الانتشار في النباتات ، وفي بعض الحالات وجد هذا السكر بكميات كبيرة . والنباتات الأخرى التي تحتوى على سكر الأبينوز تشمل عدس الماء duckweed^(٢) ، والدفلة (أو الدفلى oleander) وحشيشة الثعبان (أو حشيشة الخنش eelgrass) .



واكتشف سكر الهاماميلوز في بادئ الأمر من قلف شجرة « بندق الساحرة » witch hazel^(٣) حيث يوجد مختلطاً مع التين tannin . قد أظهرت دراسات كل من شيرنبرج Scherpenberg وجروبنر Grobner وكاندلر Kandler (29) وكذلك دراسات سلمير Sellmair وكاندلر Kandler (31) وجود سكر الهاماميلوز على نطاق واسع في النباتات الراقية خاصة في أنواع جنس زهرة الربيع (البرميولا Primula^(٤)) .

(١) يتبع هذا النبات عائلة caprifaliaceae وبعض أجناسه تعتبر شجيرات زينة وأسيجة خضراء والاسم العلمي هو Viburnum dentatum وهو من النباتات السامة .

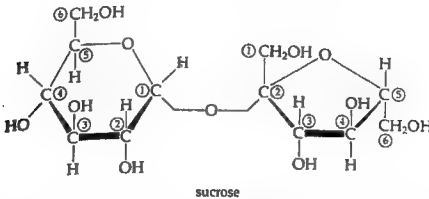
(٢) Species of Lemna وهو من عائلة Lemnaceae وهو شائع باسم عدس الماء في مصر أما ترجمة الاسم الانجليزى فهو تعنى حشيشة البط أو عشب البط

(٣) يتبع هذا النبات العائلة البندقية Hamamelidaceae والاسم العلمي للنبات Hamamelis Virginiana وقد استمد اسم السكر « هاماميلوز » من اسم جنس هذا النبات وهو Hamamelis وعلى ذلك يمكن أن يعرف عربياً هذا السكر بسكر البندق .

(٤) يتبع هذا الجنس عائلة Primulaceae يوجد في مصر من هذا الجنس حقب القوله Primula boveana كنبات برى كما توجد الأنواع الزهرية المزروعة من أجل الزينة .

سكريات الأوليجو oligosaccharides

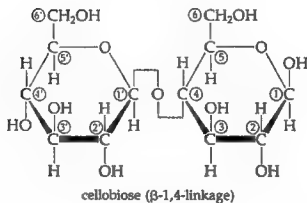
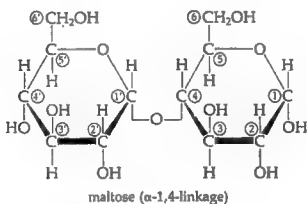
تصنف سكريات الأوليجو تبعاً لعدد وحدات السكريات الأحادية الموجودة في تركيبها - لذلك إذا احتوى سكر الأوليجو على وحدتين من السكريات الأحادية فإنه يسمى بالسكر الثنائي disaccharide - وإذا احتوى على ثلاث وحدات من السكريات الأحادية يسمى بالسكر الثلاثي trisaccharide وإذا احتوى على أربعة يسمى بالسكر الرباعي tetrasaccharide وهكذا . ويعتبر السكروز sucrose السكر الثنائي الأساسي في النباتات الراقية وينتج من تكتيف سكري الجلوكوز والفركتوز الأحاديين . - أى أثناء تكوين السكروز يرتبط الجلوكوز والفركتوز مع بعضهما البعض - ويؤدي هذا الارتباط إلى استبعاد عناصر الماء وتكوين السكروز . ويمثل السكروز سكر المائدة الشائع الاستعمال وله قيمة تجارية للإنسان - لذلك فنحن نقدر بدرجة كبيرة تلك النباتات التي تعطى أو تغل كمية كبيرة من السكروز مثل قصب السكر sugar cane وبنجر السكر sugar beet وعلى الرغم من أن سكر الجلوكوز والفركتوز من السكريات المختزلة - إلا أن السكروز ليس سكرًا مختزلاً - لأن الجاميع المختزلة لكل من الجلوكوز والفركتوز تشترك في تكوين الرابطة التي تربطهما مع بعض لتكوين السكروز - أى أن قنطرة الأوكسجين oxygen bridge بين السكريين الأحاديين تتكون بين ذرة الكربون رقم (١) لسكر الجلوكوز وذرة الكربون رقم (٢) لسكر الفركتوز ويكون نتيجة ذلك هو التخلص من مجاميع الكربونيل الحرة free carbonyl groups الخاصة بكل من الجلوكوز والفركتوز - ويجب أن نلاحظ أيضاً من تركيب السكروز أن سكر الفركتوز يوجد على هيئة حلقة خماسية (أى حلقة الفيورانوز furanose ring) أما سكر الجلوكوز فيوجد على هيئة حلقة سداسية (حلقة البيرانوز pyranose ring) .



ويعتبر السكروز الصورة الأساسية التي تنتقل عليها الكربوهيدرات في النباتات الراقية وفي السنوات الحديثة أثبتت هذه الحقيقة بوضوح باستخدام المواد ذات النشاط الإشعاعي .

وإذا سمح للنبات أن يقوم بعملية التمثيل الضوئي في جو من ثاني أكسيد الكربون المشع - فإننا نجد أن انتقال الكربون المشع من الأوراق بعد تمثيله يكون بصفة أساسية على صورة سكروز .

والسكريات الثنائية الأخرى التي لها أهمية فإنها في العادة تكون نواتج التحلل الجزئي أو التدريجي degradation للسكريات العديدة مثل النشا والسليولوز - فنجد مثلاً أن التحلل التدريجي أو الجزئي للنشا يعطي سكر « المالتوز »^(١) الثنائي والذي يتكون من جزئين من (م - جلوكوز) D-glucose مرتبطين مع بعض برابطة (ألفا ، ١ ، ٤) α -1,4-linkage وتشير الأرقام هنا إلى ذرات الكربون المشتركة في الرابطة بين جزئي الجلوكوز . كذلك يعطي التحلل التدريجي أو الجزئي للسليولوز cellulose أو اللجنين lignin سكرأ ثنائياً وهو سكر السلوبيوز cellobiose والذي يتكون من جزئين من (م - جلوكوز) D-glucose مرتبطين مع بعضهما برابطة (بيتا ، ١ ، ٤) β -1,4-linkage . وعلى النقيض من السكروز فإن كل من سكر المالتوز maltose وسكر السلوبيوز cellobiose سكران مختزلان .



والسكريات الثلاثية trisaccharides الموجودة طبيعياً مثل جنتيانوز gentianose والرافينوز raffinose قد وُجدت في العديد من النباتات (22) - وعند تحليل الجنتيانوز تحليلًا مائياً

فإنه يعطى جزئيين من الجلوكوز وجزئاً واحداً من الفركتوز - بينما يعطى التحليل المائي لسكر الرافينوز سكرات الجلوكوز ، والفركتوز وجالاكتوز galactose ويجب أن نعرف بالذكر أن كلاً من الجنتيانوز والرافينوز سكران غير مختزلين . وتحتوى أوراق العديد من النباتات على كميات صغيرة من سكر الرافينوز - بينما توجد بكميات كبيرة في الأعضاء المخزنة storage organs مثل البذور حيث يتراكم أثناء نضج البذور ويستهلك أثناء الإنبات (22) . ويبدو أن فقد الماء من الأنسجة النباتية (كما يحدث عند تكوين البذور) يصاحب أو يلزم زيادة معدل بناء الرافينوز . ولقد وجد زمрман Zimmerman (39, 40) سكرستاكيوز stachyose الرباعي السكرات tetrasaccharide في العديد من أنواع الأشجار ، ويعطى التحليل المائي لسكر ستاكيوز الرباعي سكرات الجلوكوز ، والفركتوز ، وجزئين من سكر الجالاكتوز ولقد أعطانا ويب وبيرى Webb & Burley (35) ملاحظة هامة وهي أن الإستاكيوز يشكل الصورة الأساسية للمواد الكربوهيدراتية المنقولة (أى التى تنتقل داخل النبات) بدلاً من السكروز في نباتات لسان العصفور الأبيض^(١) (Fraxinus americana) والقرع (Cucurbita pepo) ونبات الفيرباسكم^(٢) Verbascum thapsus

السكريات العديدة (عديدات السكرات) Polysaccharides

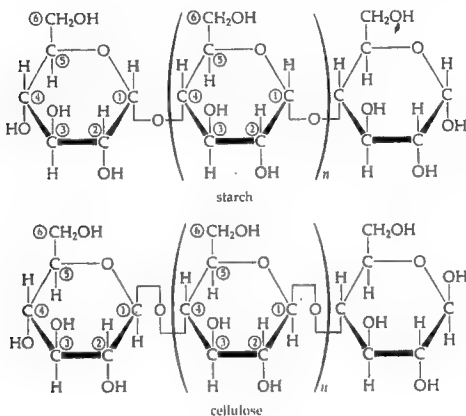
وتختلف السكريات العديدة polysaccharides عن سكرات الأوليجو oligosaccharides في أنها بالمرات (polymer) أو (جزء كبير) ذات أوزان جزيئية عالية - تتكون من وحدات متكررة من السكريات الأحادية (مونومير) monomer (جزء فردى أو أحادى) . وفي حالات عديدة فإن السكريات البسيطة التى ينتجها النبات تتحول إلى سكرات عديدة - ومن أكثر السكريات العديدة شيوعاً وانتشاراً النشا starch - وهو ناتج تخزينى في النبات والسليلوز وهو سكر تركيبى أو نسيجى يكون الجزء الأكبر من الجدار الخلوى . وفي النباتات الدنيئة مثل الطحالب alga والبكتريا bacteria والفطريات fungi توجد سكرات عديدة أخرى ذات وظيفة غذائية وتركيبية بالإضافة إلى النشا والسليلوز .

والنشا هو مركب ذو وزن جزيئى عالى يعطى عند تحليله تحليلاً مائياً كاملاً جزيئات ألفا

(١) يعرف بالإنجليزية أيضاً بـ white ash وهو من نباتات الأخشاب الصلبة يتبع عائلة Oleaceae .

(٢) يتبع هذه النبات عائلة حنك السبع Scrophulariaceae واسمه الإنجليزي Common mullein توجد منه في مصر أنواع أخرى عديدة قد تعرف أحياناً بأسماء دارجة مثل عورور - أو أذان العير - أو ودن الحمار .

م - جلو كوز فقط α -D-glucose والسليولوز ذو وزن جزيئى عالى أيضاً وعند تحليله تحليلاً مائياً كاملاً يعطى جزيئات بيتا - م - جلو كوز β -D-glucose ويختلف كل من هذين السكرين العديدين (النشا والسليولوز) - وكذلك السكريات العديدة بصفة عامة (مع بعض الاستثناءات) عن السكريات الأحادية وسكريات الأوليجو - فى أنهم (السكريات العديدة) لا يذوبون فى الماء وتنقصهم حلولة المذاق - والتركيب الجزيئى لكل من النشا والسليولوز موضح فى الشكل التالى .

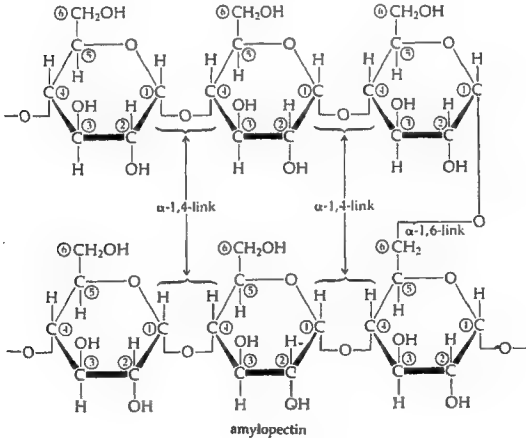


النشا Starch

يتحول معظم السكر الناتج من عملية التمثيل الضوئى إلى نشا والذى يتكون كحبيبات نشا starch grains فى البلاستيدات - وحبيبات النشا تكون منتشرة الوجود بدرجة كبيرة فى أعضاء التخزين مثل البذور ، والدرنات والأبصال حيث تعمل كغذاء مخزن احتياطى reserve nutrient لئلا تموت وتطور النبات وتختلف حبيبات النشا فى الشكل والحجم من نبات إلى آخر وتكون حبيبات النشا من الكبر بدرجة تكفى لتمييزها ميكروسكوبياً .

وعلى الرغم من أننا نعتقد بصفة عامة أن النشا يتكون من وحدات جلو كوز متبلورة على شكل سلسلة مستقيمة - إلا أنه فى الحقيقة يتكون من نوعين من السكريات العديدة

وهما الأميلوز amylose والأميلوبكتين amylopectin وكلاً من هذين السكرين العديدين يعطيان عند تحليلهما مائياً وحدات من ألفا - م - جلوكوز α -D-glucose . ويتكون الأميلوز من تبلر وحدات جلوكوز على هيئة سلسلة مستقيمة أما الأميلوبكتين فهو جزء متفرع branched molecule وتوجد روابط (ألفا ، ١ ، ٤) α -1,4 links فقط في جزء الأميلوز - وعلى النقيض من ذلك فإن الأميلوبكتين يحتوى على روابط (ألفا ، ١ ، ٦) α -1,6 links وأحياناً يحتوى على روابط (ألفا ، ١ ، ٣) α -1,3 links هذا بالإضافة إلى روابط (ألفا ، ١ ، ٤) α -1,4 links - وبسبب هذا التركيب الأكثر تعقيداً فإن الأميلوبكتين يكون أقل ذوباناً في الماء من الأميلوز - ويمكن فصل الأميلوبكتين فصلاً جزئياً عن الأميلوز وذلك بالسماح للنشا أن يمتكث في الماء لفترات طويلة . ويرجع اللون الأزرق الداكن الناتج عن إضافة اليود للنشا إلى وجود الأميلوز - ولكن يعطى الأميلوبكتين لوناً أحمر إلى أرجوانى مع اليود - ويوضح الشكل التالى روابط (ألفا ، ١ ، ٤) و (ألفا ، ١ ، ٦) في جزء الأميلوبكتين .



السليولوز Cellulose

يتكون السليولوز من تبلر وحدات من سكر الجلوكوز على هيئة سلسلة

مستقيمة - وترتبط وحدات الجلوكوز فيها برابطة (بيتا ١ ، ٤) β -1,4- links والسليولوز ذو وزن جزيئي عالى - وهو المكون الأساسى للجدار الخلوى ، لذلك فهو أكثر ناتج طبيعى وفرة فى العالم ، وعندما يتكون الجدار الابتدائى فى الخلايا الجديدة فإنه يتكون تقريباً من ٢٠٪ سليولوز ، أما الجزء الباقى فيتكون من سكرات عديدة غير سليولوزية وكمية بسيطة من البروتين . وأثناء نضج الخلايا ترسب مادة الجدار الجديدة لتتكون الجدار الثانوى ، ويتشبع الجدار الخلوى بمواد غير كربوهيدراتية مثل اللجنين lignin والسيوبرين Suberin أو الكيوتين cutin - هذا ويكون السليولوز حوالى ٤٣٪ من الجدار الثانوى .

والسليولوز مادة خاملة inert نسبياً - ويمكن أن يتحلل بالكامل بالمعاملات الكيميائية القاسية أو العنيفة فقط - فمثلاً يتحلل السليولوز إلى الجلوكوز عندما يعامل بمحض الكبريتيك المركز أو حمض الهيدروكلوريك المركز أو بالصودا الكاوية (أيدروكسيد الصوديوم) المركزة - والسليولوز لا يذوب فى الماء ولكنه ممكن أن يذوب فى المحاليل الأمونيومية لأملاح النحاس . والسليولوز لا يشكل أى قيمة غذائية مباشرة للإنسان وذلك لغياب الإنزيمات الهاضمة له مثل السليوليز cellulase . وفى بعض الكائنات المعينة مثل الحيوانات المجتررة ruminants وبعض البكتريا والفحل الأبيض (الأرضة) termites وبروتوزوا معينة protozoa - فإن السليولوز يُهضم إلى الجلوكوز وتكون له قيمة غذائية ممتازة . وبسبب نقص الإنزيمات الملائمة لتحليل السليولوز فى النبات وكذلك بسبب أن السليولوز له خصائص محددة - لذلك فإنه يكون ممتازاً للأغراض التركيبية أو البنائية structural purposes وعلى الرغم من أننا نفكر بصفة عامة فى القيمة التركيبية أو البنائية للسليولوز بالنسبة للنبات إلا أننا يجب أن نأخذ فى الاعتبار قيمته البنائية أو التركيبية للإنسان فمنذ قبل فجر التاريخ خدمت خواص السليولوز الإنسان جيداً خصوصاً فى أدواته التى شكلها وفى التركيبات أو البنايات التى بناها لتحيمه من البيئة . وفى الواقع فإن السليولوز لا يمثل فقط أكثر مادة عضوية متوفرة فى العالم ولكنه أيضاً من أكثر المركبات قيمة .

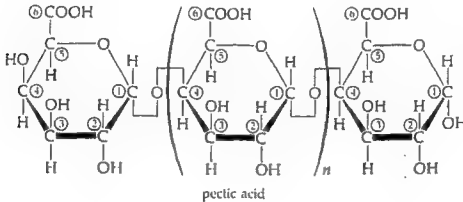
المركبات البكتينية Pectic Compounds

أمكن ملاحظة ثلاثة أنواع عامة من المواد البكتينية فى النباتات وهى حامض البكتيك pectic acid ومشتقين له وهما البكتين pectin والبكتين الأولى (البروتوبكتين) protopectin وتوجد المواد البكتينية بوفرة فى الصفيحة الوسطية التى بين جدر الخلايا

عادة على صورة أملاح الكالسيوم أو المغنسيوم لحمض البكتيك ويوجد كذلك البكتين والبكتين الأولى (بروتوبكتين) كذلك في الصفيحة الوسطية . ويتكون حمض البكتيك النقي من سلسلة غير متفرعة بها حوالي ١٠٠ جزء من حمض (م - جالاكتورونك) D-galacturonic acid ترتبط مع بعضها برابطة (ألفا ، ١ ، ٤) linkage -1,4 .

والتحليل المائي الكامل لحمض البكتيك يعطى أو يمرر جزيئات حمض الجالاكتورونك - ويختلف حمض الجالاكتورونك عن سكر الجالاكتوروز galactose في ذرة الكربون رقم (٦) فقط حيث تكون مجموعة كربوكسيل (COOH-) بدلاً من مجموعة الكربونيل (CH₂OH-) التي في سكر الجالاكتوروز . ويذوب حمض البكتيك في الماء ويمكن أن يترسب بأيونات الكالسيوم .

ويشبه البكتين pectin بدرجة كبيرة حمض البكتيك pectic acid والفرق الوحيد بينهما هو حدوث أسترة esterification (تكوين رابطة الأستر) الجاميع الكربوكسيل مع مجاميع الميثيل methyl groups في البكتين - ويكون البكتين محلولاً غروباً في الماء - يتحول إلى حالة الصلابة أو الجل gel بإضافة تركيزات خفيفة من الكحول أو تركيزات عالية من السكر . واستغلت مقدرة البكتين للتحويل إلى حالة الصلابة أو الجل تجارياً لتصنيع الأغذية الهلامية (الألمازية) Jellies



ويطلق اصطلاح البكتين الأولى أو البروتوبكتين protopectin على جميع المواد البكتينية الغير ذائبة insoluble - . ويسبب عدم ثبات البكتين الأولى (البروتوبكتين) - فلم يعزل هذا المركب بصورة نقية - وترتب على ذلك عدم معرفتنا الكثير عن تركيب وتكوين البكتين الأولى (البروتوبكتين) - على الرغم أنه يعتقد أن البروتوبكتين يكون جزيئاً

أكبر بكثير من حمض البكتيك والبكتين . ويتراكم البكتين الأولى (البروتوبكتين) بكميات كبيرة في بعض الثمار مثل التفاح والكمثرى . وأثناء نضج الثمار يتحول البكتين الأولى (البروتوبكتين) إلى مواد أكثر قابلية للذوبان وهى البكتين وحمض البكتيك . على الرغم من أن الرابطة (ألفا ١ ، ٤) بين أحماض الجالاكتورونك تكون موجودة في أغلب المواد البكتينية - إلا أنه يوجد تلمر لبعض السكريات الغير يورونية nonuronide sugars بكميات صغيرة - ولقد عزلت هذه السكريات الغير يورونية أثناء تحليل المواد البكتينية مثل م . جالاكتوروز D-galactose ، ي - أرابينوز L-arabinose ، ي - رامنوز L-rhamnose ، م - جلوكوز D-glucose ، [٢ - أ - ميثيل - ي فيوكوز] 2-O-methyl-L-fucose [٢ - أ - ميثيل - ي - زيلوز] methyl-L-xylose (9,38) 2-O-methyl-L-xylose

البنتوزانات Pentosans

لقد وجدت بلمرات polymers من سكرات البنتوز (خمس ذرات كربون) في النباتات - ويوجد نوعان من البنتوزانات بصفة شائعة وهما الزيلان xylan والأرابان araban وعند تحليلهما يعطيان سكرى الزيلوز xylose والأرابينوز arabinose على التوالي ويعتبر الزيلان xylan هو البنتوزان pentosan الأكثر شيوعاً ووجوداً في النباتات ويعتبر مكونا مهما لمادة الجدار الخلوى الأساسية وتعتبر الزيلانات xylans بصفة عامة بلمرات صغيرة غير متفرعة تتكون من وحدات من م - زيلوز D-xylose مرتبطة مع بعض برابطة (بيتا ١ ، ٤) β 1,4 links . ويوجد كذلك في تركيب الزيلان وحدات من سكرات أخرى مثل (ي - أرابينوز) L-arabinose - وكذلك ممكن أن يوجد وحدات من السكريات الحامضية مثل حمض جلوكتورونك glucuronic acid .

ويعتقد كذلك أن الأرابان araban عبارة عن بلمر صغير نسبياً ويتكون بصفة رئيسية من وحدات من ي - أرابينوز L-arabinose مرتبطة مع بعض برابطة (ألفا ١ ، ٥) α 1,5-link وعلى الرغم من أن سكر (ي - أرابينوز) يمثل السكر الأساسى الموجود في الأرابان araban - فإن بعض السكريات الأخرى مثل م - زيلوز D-xylose تكون موجودة أيضاً - ويوضح جدول (١١ - ١) التركيب الكيماى للخشب نوعين من أشجار مغطاة البذور ونوع واحد من أشجار معراة البذور .

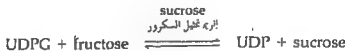
جدول ١١ - ١ : التركيب الكيماوي لخشب نوعين من أشجار مغطاه البلور ونوع واحد من أشجار معراة البلور - كل القيم مقدرة كنسبة مئوية من للخشب الحر المستخلص .

Source : from T.E. Timell. 1965. In W.A. Cote, Jr., ed., Cellular Ultrastructure of Woody Plants. Syracuse, N.Y. Syracuse University Press. Reprinted by permission.

المكون Component	الاسفندان الأحمر * (Acer rubrum)	تامل الورق (Betula papyrifera)	توب بلسمي (Abies balsamea)
cellulose	45	42	42
lignin	24	19	29
glucuronoxylan	25	35	—
glucomannan	4	3	—
arabinoglucuronoxylan	—	—	9
galactoglucomannan	—	—	18
pectin, starch	2	1	2

تمثيل وتحلل السكروز Synthesis and Degradation of Sucrose تمثيل السكروز Sucrose Synthesis

يتضمن تمثيل السكروز على الأقل في النباتات الراقية مشاركة جلو كوز يوريدين ثنائي الفوسفات (UDPG) uridine diphosphate glucose - وأول ما اكتشف هذا المركب اكتشف في خلايا الخميرة (8) . ويحفز إنزيم تمثيل السكروز Sucrose synthetase نقل سكر الجلوكوز من جلو كوز يوريدين ثنائي الفوسفات (UDPG) إلى سكر الفركتوز وفي بعض الأحيان يحدث تفاعل مماثل وهو نقل سكر الجلوكوز من (UDPG) جلو كوز يوريدين ثنائي الفوسفات إلى سكر الفركتوز - ٦ فوسفات 6-phosphate fructose وهذا التفاعل يحفزه إنزيم تمثيل السكروز المفسفر sucrose phosphate synthetase - كما يوضح التفاعلين كالآتي :



* ملحوظة كل من النبات الأول والثاني من مغطاة البلور أما النبات الثالث أي التوب البلسمي فهو من العائلة الصنوبرية pinaceae أي من معرات البلور وجميعها نباتات أخشاب . فالنبات الأول الاسفندان الأحمر يتبع العائلة الاسفندانية Aceraceae أما النبات الثاني تامل الورق فهو يتبع العائلة البندقية caryjaceae (Hazelnut F.)

UDPG + fructose-6-phosphate

sucrose phosphate
synthetase

وفوسفات السكروز الناتجة في التفاعل الثاني يمكن أن تحلل بإنزيم الفوسفاتيز phosphatase لينتج السكروز . وليس من المعروف بالضبط إذا كان تمثيل السكروز عن طريق هذين المسلكين يتم في آن واحد أم لا في النباتات . وعلى العموم ، فقد لوحظ نشاط إنزيم تمثيل السكروز sucrose synthelase وتمثيل السكروز المفسفر sucrose phosphate synthetase في العديد من النباتات . وتقترح الأدلة والبراهين الحالية أن جزءاً جلو كوز يوريد ثنائي الفوسفات (UDPG) يمثل أحد الملاح الرئيسية والضرورية لتمثيل الحيوى biosynthesis للسكروز في النباتات الراقية .

تحلل السكروز Sucrose Degradation

ويحفز إنزيم الإنفرتيز invertase تحليل السكروز معطياً بذلك سكراً الجلوكوز والفركتوز



ويعتقد أن هذا التفاعل يسير في اتجاه واحد unidirectional أى أن التحليل المائي يسير غالباً حتى نهايته - ويدل عزل إنزيم الإنفرتيز من الأنسجة النباتية المختلفة على أن المسلك الأساسي لتحليل السكروز في النباتات من الممكن أن يتم عن طريق نشاط هذا الإنزيم (الإنفرتيز) .

ومن المهم أن نتذكر أو نلاحظ أن حمض الجبريليك gibberellic acid وهو أحد منظمات النمو النباتية ، وجد أنه يشجع تخليق الأنفرتيز في العديد من أنظمة النمو النباتية المختلفة (11, 18, 25) وسنناقش دور حمض الجبريليك في فسيولوجيا النبات في فصل لاحق .

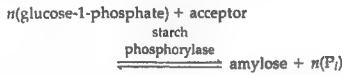
تخليق وتحلل النشا Synthesis and Degradation of Starch

تخليق النشا Starch Synthesis

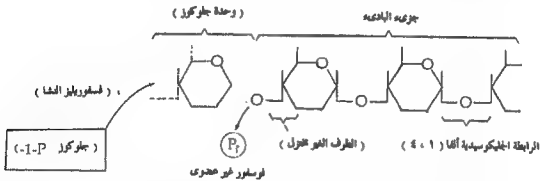
لقد تطورت دراسات أيض النشا starch metabolism في الخلية النباتية إلى موضوع معقد ومشوق . ولقد أمكن التوصل إلى استنتاج عام أو خلاصة عامة نتيجة للدراسات

العديدة التي أنجزت في هذا الموضوع وهي أن بناء النشا يخضع لتنظيم إنزيمات مختلفة بعضها له وظيفة بنائية وتحليلية ويعتمد هذا على الظروف أو الأحوال الذاتية المباشرة في مكان أو موضع التفاعل .

ولقد اكتشف هانز (16) Hanes إنزيم فسفوريلاز النشا starch phosphorylase في نباتات البسلة والبطاطس وأثبت نشاطه في أنابيب الاختبار in vitro - ولقد وجد هانز أنه في وجود سكر الجلوكوز - ١ - فوسفات وهذا الإنزيم (فسفوريلاز النشا) تكون بلمر polymer من جزيئات الجلوكوز - ووجد أيضاً الحاجة إلى جزيء باديء primer molecule أو مستقبل acceptor يتكون من ثلاثة جزيئات من الجلوكوز (maltotriose) وذلك لتكون سلسلة من عدد مثالي قدره عشرين من متبقيات سكر الجلوكوز glucose residues منظومة أو ملصومة مع بعض بروابط (ألفا ، ١ ، ٤) α - 1,4 - linkages .



ويضاف الجلوكوز من الجلوكوز - ١ - فوسفات إلى الطرف الغير مختزل للبادئ أو المستقبل مكوناً بذلك الرابطة (ألفا ، ١ ، ٤) α - 1,4 link . عند هذا الموضع (المكان) - أى أن إنزيم فسفوريلاز النشا يحفز إضافة وحدات الجلوكوز واحداً بواحد إلى الطرف الغير مختزل nonreducing end لجزيء الباديء أو المستقبل مكوناً بذلك سلسلة من جزيء الأميلوز amylose molecule (لاحظ شكل ١١ - ١) .



شكل ١١ - ١ : بناء جزيء الأميلوز عن طريق إضافة وحدات الجلوكوز إلى النهاية أو الطرف الغير مختزل لجزيء الباديء - وهذا التفاعل يحفزه إنزيم فسفوريلاز النشا .

وكذلك أيضاً فإننا ممكن أن نعتبر إنزيم فسفوريلاز النشا إنزيماً هدمياً degradative enzyme (19) - ففي وجود الفوسفور الغير عضوي - يحفز إنزيم فسفوريلاز النشا الانشقاق

الفسفوري phosphoric acid cleavage للرابطة (ألفا ، ١ ، ٤) الخاصة بالأميلوز معطياً بذلك سكر الجلوكوز - ١ - فوسفات - وتعرف هذه العملية بالفسفرة phosphorolysis (التحليل الفسفوري) - ومن الجدير بالذكر أن الفسفرة (التحليل الفسفوري) تختلف عن التحليل المائي hydrolysis في أنها تتضمن توزيع عناصر حمض الفوسفوريك phosphoric acid بدلاً من عناصر الماء .

ويشجع عملية الفسفرة (التحليل الفسفوري) وجود تركيزات عالية من الفسفور الغير عضوى وارتفاع رقم (pH) - بينما يشجع انخفاض رقم pH وجود تركيزات منخفضة من الفسفور الغير عضوى عملية التخليق - هذا ولقد عزل إنزيم فسفوريلاز النشا من عدد من النباتات ويبدو أنه (الإنزيم) منتشر بصفة عامة (36) .

وهناك إنزيم آخر له المقدرة على تكوين الرابطة ألفا (١ ، ٤) عن طريق إضافة وحدات الجلوكوز إلى جزيء البادئ أو المستقبل وهو الإنزيم الناقل لجزيء الجلوكوز من جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات U D P G transglycosylase .

ولقد اكتشف هذا الإنزيم أولاً فى الفاصوليا - الذرة ، والبطاطس حيث يحفز نقل الجلوكوز من جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات U D P G إلى جزيء البادئ أو المستقبل - هذا وجزيء البادئ يمكن أن يكون سكر المالتوز (وحدتان من الجلوكوز) أو ثلاث وحدات من الجلوكوز (مالتوتريوز) maltotriose أو أربع وحدات من الجلوكوز (مالتوتتروز) maltotetrose أو حتى جزيء نشا (27) . وفى حالة استعمال النشا كبادئ فإن وحدات الجلوكوز ممكن أن تضاف إلى كل من الأميلوز أو الأميلوبكتين - وهكذا فإن إنزيم نقل الجلوكوز من جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات U D P G transglycosylase من الواضح أنه يحتاج إلى رابطة واحدة على الأقل من روابط ألفا (١ ، ٤) كالتى تكون موجودة فى جزيء سكر المالتوز - حتى يحفز إضافة وحدات أخرى من الجلوكوز وتكوين روابط إضافية من ألفا (١ ، ٤) - 1,4-α

. linkages



إنزيم نقل الجلوكوز من جلوكوز يوريدين
ثنائى الفوسفات

ويمكن أن يقوم السكرورز بوظيفة الماخ لسكر الجلوكوز glucose donor فى عملية تخليق النشا . ولقد وجد أكازاوا Akazawa ، ومناميكافا Minamikawa وميوراتا^(١) murata أن تحضين incubation السكرورز - (السكرورز الموسوم sucrose-¹⁴C مع حبيبات

النشا واليوريدين ثنائى الفوسفات (U D P) - ترتب عليه انتقال كمية كبيرة من النشاط الإشعاعى أى ذرات الكربون الموسومة إلى النشا .

ولقد اقترح هؤلاء العلماء أن الجلوكوز الذى كان موجوداً فى السكروز الموسوم قد انتقل أولاً إلى جزئى يوريدين ثنائى الفوسفات (U D P) مكوناً بذلك جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (U D P G) بطريقة عكسية لتخليق السكروز بعد ذلك ينتقل الجلوكوز من مركب جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (U D P G) إلى النشا - ويوضح هذا المخطط أن الامداد الكافى المستمر من الجلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات يساعد على استمرار تخليق النشا .

وبعض المدلولات أدت إلى اقتراح أن مركب جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (U D P G) ممكن أن يلعب دوراً ثانوياً فقط فى تخليق النشا - ولقد أثبت ميوراتا Murata ومساعده (23, 24) أن مركب جلوكوز أدينوسين ثنائى الفوسفات (A D P G) قد استغل بكفاءة أعلى من مركب جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (U D P G) فى تخليق النشا - ولقد دعم ذلك باكتشاف وجود مركب جلوكوز أدينوسين ثنائى الفوسفات (A D P G) كمركب طبيعى فى الأرز (23, 24) .

وفى ضوء المناقشات السابقة فإنه من الأصوب أو الأكثر ملائمة تسمية الإنزيم الناقل للجلوكوز من جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات U D P G transglycosylase بإنزيم تخليق الأميلوز amylose synthetase وفى المخطط الموضح فى شكل (١١ - ٢) فإن جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات ممكن أن يستبدل بجزئى جلوكوز أدينوسين ثنائى الفوسفات . وما زال هناك إنزيم آخر وجد أنه يحفز تكوين الرابطة الجليكوسيدية (ألفا ١ ، ٤) α -1,4 glycosidic linkage ، ويسمى هذا الإنزيم (إنزيم د) D-enzyme - وأول من اكتشفه العالم بيت Peat ، وهيلان Whelan وريس Rees فى البطاطس (26) - ولقد وجدوا أن هذا الإنزيم يحفز النقل العكسى reversible transfer لوحدين أو أكثر من الجلوكوز من المالتو - دكسترين malto-dextrin (سلسلة من الجلوكوز تتكون من أكثر من جزئين مرتبطة مع بعض برابطة جليكوسيدية ألفا ١ ، ٤) إلى مستقبلات مختلفة .

فإذا افترضنا وجود جزئى من المالتوترايوز maltotriose (ثلاث جزيئات من الجلوكوز) كمادة تفاعل للإنزيم (كإنج) وجزئياً آخر من المالتو ترايوز كمستقبل acceptor - فإن إنزيم د D-enzyme يحفز تكوين المالتوبنتوز malto-pentose - ويضيف

جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات UDPG transglycosylase « أو إنزيم تخليق الأميلوز » amylose synthetase وإنزيم - D-enzyme كلها تحفز تكوين الرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٤) α 1,4- glycosidic link ويحتوى جزىء النشا أيضاً على روابط ألفا (١ ، ٦) جليكوسيد α -1,6 glycosidic links عند نقاط تفرعه .

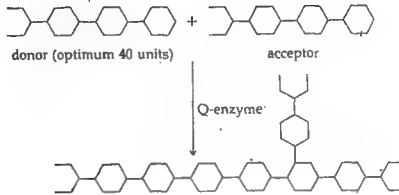
ولقد وجد أن مستخلص البطاطس يحتوى على إنزيم يُسمى (إنزيم - كيو) Q-enzyme له المقدرة على تكوين جزىء الأميلوبكتين مستخدماً في ذلك الأميلوز كمادة تفاعل .

وأول من عزل (إنزيم - كيو) Q enzyme من مستخلص البطاطس هو Baum جلبرت Gilbert (3) .

ويعتقد أن (إنزيم - كيو) Q enzyme يحفز نقل سلاسل صغيرة من وحدات الجلوكوز من جزىء من نوع الأميلوز (ويُسمى الجزىء المانح) إلى جزىء مستقبل يتكون على الأقل من أربع وحدات من الجلوكوز مرتبطة بروابط جليكوسيدية ألفا (١ ، ٤) - وتوصل tack السلاسل الصغيرة المنقولة بذرة الكربون رقم (٦) الخاصة بإحدى وحدات الجلوكوز في الجزىء المستقبل لتكون بذلك الرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٦) α -1,6- glycosidic link ويخلق النشا على الأرجح كنتيجة للنشاط المتزامن (لإنزيم - كيو) Q-enzyme وواحد أو أكثر من الإنزيمات المعروفة بتحفيزها لتكوين الرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٤) - وعلى أى حال فإن هذا الافتراض لم يثبت حتى الآن - ولم تتمكن من الإجابة على السؤال الخاص بكيفية تخليق كل من الأميلوز والأميلوبكتين معاً في نفس حبيبة النشا حتى الآن - وفي الحقيقة فإن تحضين (إنزيم - كيو) مع إنزيم فسفوريلاز النشا في نفس مخلوط التفاعل ينتج عنه تكوين مخلوط متفرع من السكريات العديدة فقط - ولا ينتج عنه تخليق أميلولوز وأميلوبكتين - وربما أن الأميلوز والأميلوبكتين يتخلقان في أماكن مختلفة على الحبيبة .

ومن المهم أن نلاحظ أن هناك على الأقل نبات واحد وهو الذرة السكرية sweet corn لها المقدرة على بناء نوع من السكريات العديدة على نمط الجليكوجين glycogen-type polysaccharides ويسمى بالجليكوجين النباتي phyto glycogen . هذا بجانب الأميلوز والأميلوبكتين (36) - ويشبه الجليكوجين النباتي الجليكوجين الحيواني في أنه ذو درجة عالية من التفرع أكثر من الأميلوبكتين . ويحتوى على العديد من الروابط الداخلية بين السلاسل . وحيث أن الإنزيمات التى نوقشت سابقاً ليس بمقدورها أن تفكك تفرعات

الجليكوجين - لذلك يبدو من الأرجح أن الليرة السكرية تملك إنزيمات إضافية لتنجز أو تقوم بهذه الوظيفة (19) .



تحلل النشا Starch Degradation

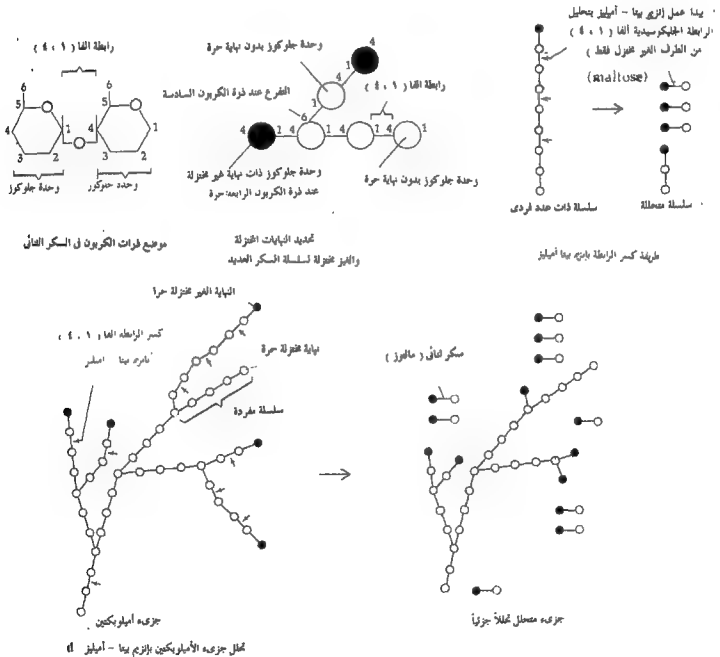
تعتبر إنزيمات ألفا وبيتا أميليز α - and β amylase ذات أهمية أساسية لتحليل النشا - ولقد وجدت الأميليزات omylases على نطاق واسع في مختلف النباتات - وتمثل أحسن وسيلة لتحرك mobilization الكربوهيدرات المخزنة والاحتياطية في النبات - والأميليزات هي إنزيمات تحليلية مائية hydrolytic enzymes تحفز إضافة عناصر الماء إلى الرابطة . الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٤) .

وإنزيم بيتا - أميليز β - amylase - وهو يوجد بكثرة ووفرة في البذور أمكن عزله من العديد من النباتات - وتحضين هذا الإنزيم مع الأميلوز يترتب عليه التحليل الكامل للأميلوز إلى سكر المالتوز .

ويبدأ إنزيم بيتا - أميليز عمله التحليلي من الطرف الغير مختزل لجزء الأميلوز الذي به عدد زوجي من وحدات الجلوكوز ويزيل البيتتا - أميليز من هذا الطرف بالتتابع وحدات من المالتوز حتى يتم التحليل الكامل لجزء الأميلوز إلى سكر المالتوز - وإذا حدث وكان جزء الأميلوز يتكون من عدد فردي من وحدات الجلوكوز - فإن تحليل إنزيم البيتتا - أميليز ينتج عنه تكوين سكر المالتوز (وحدتان من الجلوكوز) وجزء واحد من المالتوترايوز (ثلاث وحدات من الجلوكوز) maltotriose . ويمثل المالتوترايوز الثلاث جزيئات الطرفية من الجلوكوز للطرف المختزل من جزء الأميلوز .

وإذا حدث أن كان الجزء الذي يحلله الإنزيم أميلوبكتين - فإن إنزيم بيتا - أميليز يستطيع أن يبدأ عمله من النهاية أو الطرف الغير مختزل لكل فرع من تفرعات الجزء - ويزيل الإنزيم بالتتابع وحدات من سكر المالتوز حتى وحدتي الجلوكوز الخاصتين بالرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٦) والخاصة بنقطة التفرع - لاحظ شكل (١١ - ٣) .

ودلت دراسة نشاط كل من ألفا - أميليز والبيتا - أميليز α - and β - amylase أن أسلوب العمل made of action لكل منهما مختلف تماماً - فيزيل إنزيم بيتا - أميليز وحدات من سكر المالتوز واحداً تلو الآخر من الطرف الغير مختزل لسلسلة مكونة من



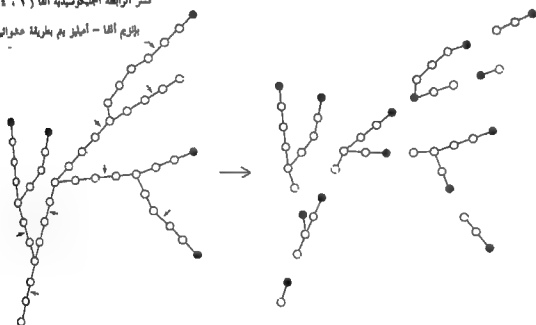
شكل ١١ - ٣ : تحليل النشا مائياً بإنزيم بيتا - أميليز

وحدات الجلوكوز - بينما يهاجم إنزيم ألفا - أميليز أى رابطة جليكوسيدية من نوع ألفا (٤ ، ١) بطريقة عشوائية على جزء النشا أى أن الإنزيم يمكنه أن يحلل الرابطة ألفا (٤ ، ١) عند كلا الطرفين أو في وسط الجزيء .

وإذا هاجم إنزيم ألفا - أميليز سلسلة متفرعة - فإن الإنزيم يحلل جميع الروابط الجليكوسيدية ألفا (٤ ، ١) α -1,4-linkages حتى الثلاث وحدات الجلوكوز الخاصة بالرابطة الجليكوسيدية ألفا (٦ ، ١) α -1,6-linkage أى نقطة التفرع وهى مثلث من ثلاث وحدات جلوكوز - لذلك تكون نواتج نشاط إنزيم ألفا - أميليز على النشا هى أنواع مختلفة من دكستريانات وسكرات أوليجو (لاحظ شكل ١١ - ٤) .

كسر الرابطة الجليكوسيدية ألفا (٤ ، ١)

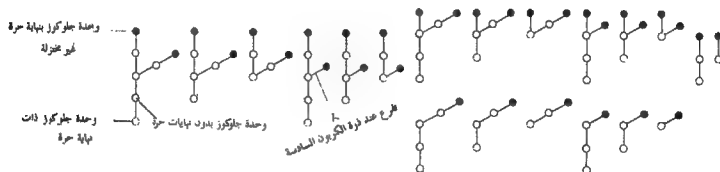
بالإنزيم ألفا - أميليز بطريقة عشوائية .



جزء أميلوبكتين

جزء مصطلح تحلل جزئيا

فعل على إنزيم ألفا - أميليز على جزء الأميلوبكتين



التركيبات المعقدة للدكستريانات المحدود الناتج من تحلل الأميلوبكتين

شكل ١١ - ٤ : فعل (إنزيم) ألفا - أميليز على الأميلوبكتين

عن : P. Bernfield 1951. Adv. Enzymol. 12 : 479 .

وبالإضافة إلى نشاط إنزيمات ألفا ، وبيتا - أميليز - فإن إنزيم فسفوريلاز النشا يمكنه أيضاً تحليل النشا عن طريق كسر الرابطة الجليكوسيدية مع دخول وحدة حمض فوسفوريك phosphorolytic cleavage للرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ - ٤) α -1-4 glycosidic link وهكذا فإننا في مناقشتنا السابقة لتحليل النشا starch degradation قد تناولنا التحليل المائي والتحليل الفسفوري hydrolysis and phosphorolysis للرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٤) بإنزيمات ألفا وبيتا أميليز وفسفوريلاز النشا ولايم التحليل الكامل للأميلوبكتين بهذه المجموعة من الإنزيمات السابقة وذلك لوجود الرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ - ٦) التي في نقاط التفرع . ولقد عزل « إنزيم - ر » "R-enzyme" من الفول broad bean والبطاطس (17)- وكذلك عزل إنزيم أيزوأميليز isoamylase من الخميرة (20) - وكلا الإنزيمين لهما المقدرة على تحليل الروابط الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٦) α -1,6 glycosidic linkages أى أن هذين الإنزيمين متخصصان لتحليل الرابطة ألفا (١ ، ٦) ولا يحلان الرابطة ألفا (١ ، ٤) . وكما هو متوقع فإن نشاط إنزيمي ألفا وبيتا - أميليز في تحليل الأميلوبكتين تزيد إلى حد بعيد في وجود « إنزيم - ر » R-enzyme أو إنزيم الأميليز المشابه (أيزوأميليز) isoamylase . وباستثناء وجود سكر جلوكونز - ١ - فوسفات وهو ناتج تحليل النشا بإنزيم فسفوريلاز النشا - فإن أبسط مركب تحليلي ينتج كنتيجة لنشاط الإنزيمات السابقة في تحليل النشا هو سكر المالتوز ولكن سكر المالتوز ليس ميسوراً بسهولة للنبات . وحلت هذه المشكلة بإنزيم المالتيز maltase الذي له انتشار عام في النباتات ويوجد المالتيز maltase عادة ملازماً لإنزيمات الأميليز (15) - ويقوم بتحفيز تحليل الرابطة الجليكوسيدية لسكر المالتوز منتجاً جزئين من سكر الجلوكوز .

وعلى ذلك فإن الصورة الكلية العامة لتخليق وتحليل النشا تدريجياً degradation تبدأ بالجلوكوز وتنتهى أيضاً بالجلوكوز - وتشارك في أيض أو تحولات النشا عدة إنزيمات - وأن النشاط المتوافق والمتناسق بين عدد من هذه الإنزيمات مع بعض مطلوبه لتخليق أو تحليل جزئى النشا .

بناء وتحلل السليولوز Synthesis and Degradation of Cellulose

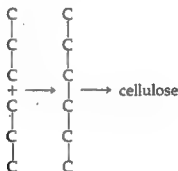
بناء السليولوز Cellulose Synthesis

على خلاف أيض النشا - فإن معلوماتنا عن أيض أو تحولات السليولوز محدودة

جداً - ومعظم معلوماتنا عن بناء السليولوز جاءت نتيجة للدراسات التي أجريت على البكتريا المنتجة للسليولوز من جنس أسيتوباكتر^(١) (Acetobacter)

وعندما غذيت مزارع الأسيتوباكتر Acetobacter بالنواتج الوسطية الكربوهيدراتية المحتوية على كربون مشع ^{14}C كالجلوكوز مثلاً (جلوكوز - ^{14}C) - فإن الكربون المشع وجد في النهاية في السليولوز - ومن الجدير بالذكر أن مصادر الكربون الأخرى بخلاف الجلوكوز ممكن أن تستغل كمركبات وسطية في بناء السليولوز (6) - وهذا يؤدي إلى اقتراح أن هناك عدة إنزيمات أو مجموعة إنزيمات تشارك في عملية البناء - وبعبارة أخرى إذا أمدت بكتريا الأسيتوباكتر Acetobacter بمواد كربوهيدراتية بخلاف الجلوكوز (مثل المانيتول والجليسرين) - فإن الإنزيمات اللازمة لتحويل هذه الكربوهيدرات إلى جلوكوز لا بد أن تقوم بهذه العملية (التحويل) قبل أن يدمج كربون هذه المواد في السليولوز .

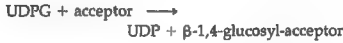
وإذا غذيت $(^{14}\text{COOH})$ بكتريا (Acetobacter acetigemum) بمحضر اللاكتيك المشع في مجموعة الكربوكسيل $(^{14}\text{COOH})$ فإننا نجد أن الكربون المشع أدمج في السليولوز . وبدل التوزيع المتماثل للكربون المشع في وحدات الجلوكوز المكونة للسليولوز على أن الجلوكوز يتكون نتيجة اندماج وحدتين من المركبات المحتوية على ثلاث ذرات كربون (5) .



وتتابعت الأدلة التي تقترح أنه على الرغم من أن جزيء الجلوكوز لا يعاني من أى انشقاق سابق - إلا أن عملية فسفرته قبل اندماجه في جزيء السليولوز قد تكون ضرورية (30) وعملت تجارب مهمة وشيقة على احتمال مشاركة جزيء جلوكوز يوردين ثنائي الفوسفات (UDPG) في بناء السليولوز كما هو الحال في بناء النشا - ولقد

وجد جلاسر Glaser (14) أن التحضيرات الإنزيمية المستقلة عن الخلية cell-free enzyme preparations والمحضرة من خلايا بكتريا (*A. xylinum*) لها المقدرة على بناء السيلولوز في وجود الجلوكوز المشع في مركب جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات - ولكن استبدال الجلوكوز - ^{14}C المشع بدلاً من جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات يعطى نتائج سلبية .

ولقد وجد أن بناء السيلولوز في نظام يحتوى على جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات يزداد بدرجة ملحوظة بإضافة جزيء مستقبل acceptor molecule (سللودكسترين) cellodextrin إلى مخلوط النظام .



والأبحاث الأكثر أهمية التي أجراها بروموند وجيرونز Brumond & Gibbons (7) - أقامت الدليل على أن المستحضر الإنزيمى المستقل عن الخلية free enzyme preparation والمحضر من نبات الترمس *Lupinus albus*^(١) له المقدرة على بناء السيلولوز من جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات - وعلى الأقل في بعض الأحيان فإن تخليق السيلولوز يبدو أنه مشابه لتخليق النشا - ويحتاج الأمر إلى أبحاث أكثر في هذه الوجهة من أوجه بناء السيلولوز ولكن تبقى نظرية الجلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات ميكانيكية محتملة لاندماج الجلوكوز في سلسلة السيلولوز (32)

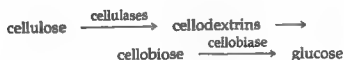
تحلل السيلولوز Cellulose Degradation

ليست هناك حاجة للقول - أن تحلل السيلولوز يشكل أحد الملامح الأساسية للبيئة في هذا العالم - وإذا كان تحلل السيلولوز غير ممكن - فإن البيئة سوف تمتلئ بالنباتات الميتة وسيكون هناك استنفاداً كبيراً لثاني أوكسيد الكربون من الغلاف الجوى - ولقد أمدنا الله سبحانه وتعالى بأنواع مختلفة من الكائنات الحية الأقل رقياً والتي لها المقدرة على تحلل السيلولوز وأهمها أنواع معينة من البكتريا والفطر . وتبعاً للدلائل المتاحة فإن التحليل الإنزيمى للسيلولوز يتم عشوائياً على الرابطة الجليكوسيدية بيتا (١ ، ٤) $\beta\text{-1,4-glycosidic linkage}$ ونجد أن جزيء السيلولوز يتحلل تدريجياً إلى سللودكسترينات

(١) الترمس المنزوع إسمه العلمى (*Lupinus albus*) وهو النوع المنزوع في مصر وبهذه المناسبة فإن كلمة (*Lupinus*) مشتقة من الكلمة اللاتينية (*lupus*) أى الذئب لتزيل قابلية النبات لإهلاك التربة أما كلمة (*albus*) فهي تعنى الأبيض ولذلك فقد يعرف باسم الترمس الأبيض أو الترمس المصرى Egyptian lupine

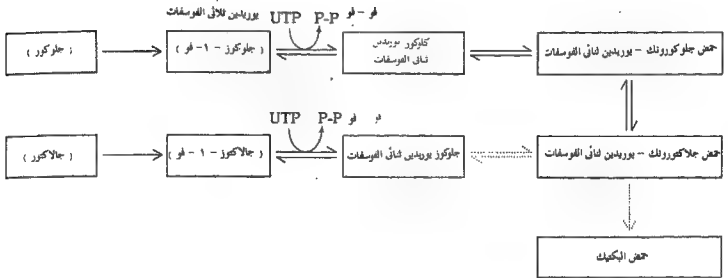
cellodextrins وفي النهاية يتحول إلى سللوبيوز cellobiose وهو سكر ثنائي يتكون من وحدتين من الجلوكوز - ومن الجدير بالذكر أن الإنزيمات المشتركة في التحليل العشوائى للسليلوز إلى سللوبيوز لم توصف وتحدد حتى الآن ولكنها جمعت تحت الاصطلاح العام وهو سلليوليز cellulase .

والرابطة الجليكوسيدية بيتا (١ ، ٤) β -1,4-link الخاصة بالسللوبيوز cellobiose تتحلل مائياً بواسطة إنزيم السلوبيز cellobiase .



بناء وتحلل المواد البكتينية Synthesis and Degradation of Pectic Substances

يعتقد بصفة عامة أن المسلك الأساسى لبناء المواد البكتينية يتم عن طريق جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (UDPG) - ولقد دعم هذا الافتراض بالملاحظات التى وضحت أن كلاً من الجلوكوز والجالاكتوز galactose يشكلان مواداً جيدة لبناء حمض البكتيك - وأن كلاً من جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (UDPG) وجالاكتوز يوريدين ثنائى الفوسفات UDP-galactose لهما قابلية التحول بسهولة إلى بعضهما البعض - ويوضح شكل (١١ - ٥) المسلك المحتمل الذى عن طريقه يمكن أن يتخلق حمض البكتيك - ومن هذا المسلك نستطيع أن نرى أن أياً من الجلوكوز أو الجالاكتوز يمكنه أن يدخل فى بناء حمض البكتيك - وكل التفاعلات المبينة أثبتت حدوثها فى النباتات فيما عدا إندماج حمض الجالاكتورونك من حمض الجالاكتورونك - يوريدين ثنائى الفوسفات فى سلسلة حمض البكتيك - ومع ذلك فإن هذه الخطوات الأخيرة تبدو أنها افتراض منطقى خصوصاً فى ضوء مشاركة جلوكوز - يوريدين ثنائى الفوسفات فى تخليق السكريات العديدة polysaccharides الأخرى مثل النشا والسليلوز - وبمجاميع الميثيل methyl groups التى توجد فى المواد البكتينية مؤسترة (فى صورة استر esterified) مع مجاميع الكربوكسيل الخاصة بوحدات الجالاكتورونك - ويعتقد أن هذه المجاميع يغذيها ويساهم بها الميثيونين methionine عن طريق مركب "كب - أدينوسيل - ميثيونين" S-adenosylmethionine - ولقد أقيم الدليل على أن مركب "كب - أدينوسيل - ميثيونين" نشط فى نقل مجاميع الميثيل . والتحليل المائى للرابطة ألفا (١ ، ٤) الموجودة فى المواد البكتينية يحفره إنزيم بولى جلاكتورونيز البكتين pectin polygalacturonase - أما التحليل



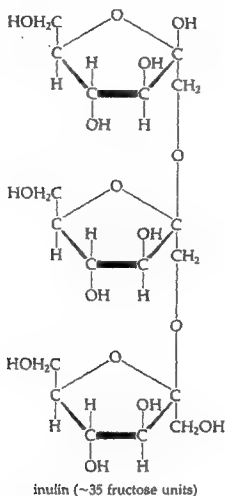
شكل ١١ - ٥ : المسلك المحتمل لتقليل حمض البكتيك .

المائى الإنزيمى لروابط الأستر الميثيلية methylester bonds فيحفزه إنزيم ميثيل إستيريز البكتين pectin methyl esterase

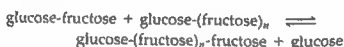
إنبولين Inulin

قبل أن نترك مناقشة الكربوهيدرات - يجب أن نذكر الإنبولين inulin وهى مادة مخزنة توجد بكثرة فى نباتات العائلة المركبة والمصادر الجيدة للإنبولين على وجه الخصوص هى درنات الداليا dahlia tubers والطرطوفة Serusalem artchoke والشيكوريا (الهندباء) chicory ويعتقد أن الأنبولين عبارة عن بلمر غير متشعب unbranched polymer يتكون من ٣٥ وحدة من الفركتوز مرتبطة مع بعض برابطة بيتا - (٢ ، ١) β -2,1- linkage ولكن يعطى التحليل المائى للإنبولين كمية صغيرة من الجلوكوز - ويعتقد أن جزيء الأنبولين يحتوى على وحدتين من الجلوكوز أحدهما تكون فى مكان ما فى مركز جزيء الأنبولين أما الأخرى فتوجد عند الطرف المختزل لسلسلة الجزيء معطية بذلك رابطة مشابهة لنوع الرابطة فى سكر السكروز .

ويوضح الرسم التالى التركيب الجزيئى للإنيولين وفيه تظهر وحدات متكررة من متبقيات الفركتوز fructose residues - وتركت وحدتا الجلوكوز من أجل التبسيط .



وتقترح الدلائل المتاحة أن تخليق الإنيولين يتم عن طريق نقل سكر الفركتوز من جزيء السكروز إلى جزيء مستقبل



ولقد وجدت الإنزيمات المحللة للرابطة بيتا (٢ ، ١) فى الطرطوفة (11) ويبدو أن هذه الإنزيمات تقوم بعملها لنقل الإنيولين المخزن والذي يستخدم أثناء تزرير sprouting درنات الطرطوفة . واكتشف نوع آخر من السكريات العديدة القصيرة السلسلة يتكون من وحدات الفركتوز مرتبطة بصفة أساسية برابطة بيتا - (٢ ، ٦) β -2,6-linkage يوجد فى العائلة النجيلية Graminal family وسميت هذه السكريات العديدة باسم ليفانات Levans وهى تشبه الإنيولين تنتهى بمتبقى السكروز فى إحدى نهايتها .

الأسئلة

- ١١ - ١ ما هو المعنى الواضح لاصطلاح الكربوهيدرات ؟
- ١١ - ٢ أذكر الثلاث فئات الكبرى للكربوهيدرات ؟ ما هي أسس كل فئة ؟ معطياً مثلاً لكل منها
- ١١ - ٣ ما هو تناسق هاورث Haworth للسكر ؟
- ١١ - ٤ إلى أى فئة من الفئات الأساسية للكربوهيدرات ينتمى كل من سكر الفا - م جلوكوز وبيتا - م - جلوكوز ؟ وفي أى من السكريات العديدة يوجد هذان السكران ؟ وما هي أوجه الخلاف بين هذه السكريات العديدة من الناحية الكيميائية والوظيفية وأماكن وجودها في الخلايا النباتية ؟
- ١١ - ٥ أذكر أسماء بعض سكريات الأوليجو الشائعة في النباتات وهل يمكنها الانتقال داخل النبات ؟
- ١١ - ٦ أذكر المادة الكيميائية التي تشكل المكون الأساسي للمركبات البكتينية - وهل هذه المادة كربوهيدراتية ؟ وأين يتفاعل الكالسيوم على جزيء البكتين ؟
- ١١ - ٧ أذكر أسماء بعض مكونات الخشب الكيميائية؟
- ١١ - ٨ أذكر أسماء بعض الإنزيمات المشتركة في تخليق النشا وما هو مكان وجودها في الخلية النباتية ؟
- ١١ - ٩ وضح خصائص التفاعلات التي يحفزها إنزيم ألفا - أميليز وبيتا - أميليز ؟
- ١١ - ١٠ ما هي إنزيمات السليوليزات cellulases - وهل تنتج الجلوكوز مباشرة - أم أن هناك إنزيمات أخرى تشترك في هذه العملية ؟

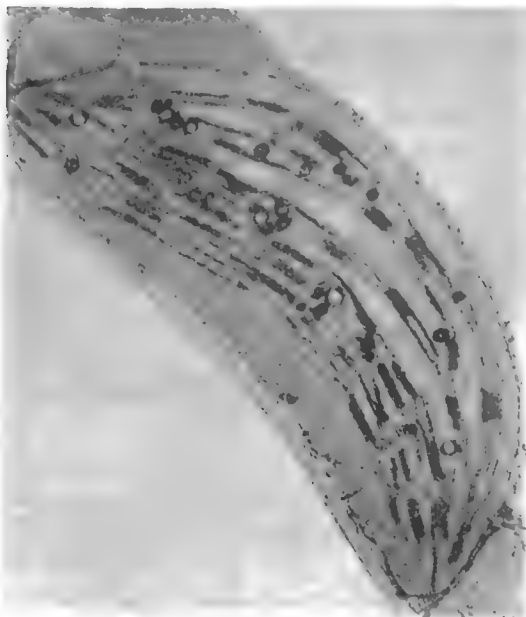
قراءات مقترحة

- Akazawa, T. 1976. Polysaccharides. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Bohinski, R.C. 1979. *Modern Concepts in Biochemistry*, 3rd ed. Boston: Allyn and Bacon.
- Dennis, D.T., and J.A. Miernyk. 1982. Compartmentation of nonphotosynthetic carbohydrate metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:27-50.
- Gander, J.E. 1976. Mono- and oligosaccharides. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.
- Lüttge, U., and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.
- McGilvery, R.W., with G. Goldstein. 1979. *Biochemistry: A Functional Approach*. Philadelphia: Saunders.
- Preiss, J. 1982. Regulation of the biosynthesis and degradation of starch. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:431-454.
- Robinson, T. 1967. *The Organic Constituents of Higher Plants*, 2nd ed. Minneapolis, Minn.: Burgess Publishing.
- Shannon, J.C. 1978. Physiological factors affecting starch accumulation in corn kernels. *Thirty-Third Ann. Corn and Sorghum Res. Conf.*
- White, A., P. Handler, E.L. Smith, R.L. Hill, and I.R. Lehman. 1978. *Principles of Biochemistry*, 6th ed. New York: McGraw-Hill.



صبغات وتركيب جهاز التمثيل الضوئي

Pigments and Structure of Photosynthetic Apparatus



صورة إلكترونية دقيقة للبلاستيدة الخضراء من ورقة البرسيم الحجازي (Medicago sativa) المكبر ×

٢٢٨٠٠

Courtesy of R. Rufner, Massachusetts Agricultural Experiment Station, University of Massachusetts.



يعتمد استمرار وجود النباتات ككائنات حية على كفاءتها في اصطلياد وتحويل ونقل وتخزين واستهلاك الطاقة - وتعتبر الشمس هي مصدر كل صور الطاقة في غلافنا الحيوى Biosphere - والنباتات الخضراء عن طريق جهاز التمثيل الضوئى المحكم والمتقن فإنها تمتص طاقة الضوء المرئى visible light وتحوها إلى : (١) طاقة كيميائية (في الروابط الكيميائية) في المركب الكيميائى الغنى بالطاقة وهو أدينوزين ثلاثى الفوسفات (ATP) Adenosine triphosphate (٢) وإلى قوة اختزالية Reducing power في صورة المرافق الإنزيمى المختزل نيكوتين أميد أدينين داي نيكليتيد فسفات Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADPH + H⁺) - وهذان المركبان يقودان التفاعلات المؤدية إلى تحويل ثائى أكسيد الكربون إلى المواد الكربوهيدراتية والتي تمثل مصدراً للطاقة في الخلية وتشكل مواد خام لتخليق البروتين والدهون والمركبات النباتية الأخرى . وتحدث عملية التمثيل الضوئى والتي تربطها عادة بإنتاج المواد الكربوهيدراتية ، في جهاز التمثيل الضوئى (البلاستيدة الخضراء) وهو مجهز بطبقات معقدة من الأغشية والصبغات - ويأسر أو يصطاد الطاقة الضوئية ويحوها إلى طاقة كيميائية chemical energy - وسنبداً دراسنا لعملية التمثيل الضوئى بدراسة الصبغات التى تلعب دوراً في هذه العملية وارتباطها بتركيب الأغشية أى أغشية التمثيل الضوئى photosynthetic membrane أو البلاستيدات الخضراء chloroplasts

الصبغات المشتركة في عملية التمثيل الضوئى

Pigments Involved in Photosynthesis

من الصعب أن يتصور الإنسان أن توجد أو تنشأ الحياة بدون امتصاص وتحويل الطاقة الإشعاعية إلى طاقة كيميائية . لذا قال العالم جلاس (23) "أن الحياة هي ظاهرة كيميوضوئية" والمركبات الأكثر أهمية "photochemical phenomenon" في تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية في النبات هي الصبغات التى توجد داخل البلاستيدات الخضراء (أو حاملات الصبغات "chromatophores") ويبدأ الضوء عملية التمثيل الضوئى من خلال هذه المكونات والعضيات .

صبغات الكلوروفيل (اليخضور) Chlorophyll Pigments^(١)

تعتبر الكلوروفيلات ، تلك الصبغات الخضراء في النباتات ، من أهم الصبغات النشطة في عملية التمثيل الضوئي . ويمكننا تمييز تسعة أنواع منها على الأقل هي : كلوروفيلات أ ، ب ، ج ، د ، هـ (chlorophyll, a, b, c, d, and e) ، والكلوروفيلات البكتيرية (bacteriochlorophylls a and 6) وكلوروفيلات الكلورويوم^(٢) ٦٥٠ ، ٦٦٠ . (Chlorobium chlorophylls 650 and 660) (2, 14) .

ويعتبر كلاً من كلوروفيل أ ، ب من أكثرها معرفة وسيادة ويوجدان في جميع الكائنات ذاتية التغذية autotrophic organisms فيما عدا البكتريا المحتوية على الصبغات pigment-Containing bacteria ومن الجدير بالذكر أن كلوروفيل ب لا يوجد في كل من الخضراء المزرقة والبنية والحمراء - ولون كلوروفيل أ اخضر مزرق اما كلوروفيل ب فإن لونه أخضر مصفر . وتوجد كلوروفيلات ج ، د ، هـ فقط في الطحالب وتكون مختلطة مع كلوروفيل أ . أما الكلوروفيل البكتيري أ ، ب ، وكلوروفيل الكلورويوم فتوجد في بكتريا « الضوء تمثيلية » photosynthetic bacteria .

يتركب جزئ كلوروفيل أ^(٣) من حلقة بورفيرين^(٤) porphyrin ring ، ومن المعروف أن البورفيرين يتكون من أربع حلقات من البيرول cyclictetrapyrrolic ، وتحتوى في وسطها على ذرة مغنسيوم وتمتد من إحدى حلقات البيرول الأربع سلسلة كحول الفيتول^(٥) phytol chain . والرمز الكيميائي العام للكلوروفيل هو $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ أما تركيبه الجزئى فيظهر في شكل ١٢ - ١ .

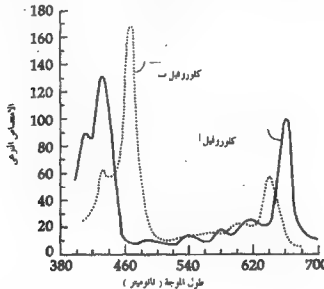
- (١) Chlorophyll كلمة لاتينية ذات مقطعين : الأول Chloro وتعنى الأخضر الضوئي (أى الساطع) light green ، والمقطع الثانى phyll تعنى الورقة leaf وبالتالي إذا ما نسخت حرفاً فإنه يمكن أن يقال عنها « أخضر الورقة » إلا أن علماء اللغة العربية في اجمع اللغوى اتفقوا على تسميته باليخضور أما الشائع بين المشتغلين بعلم النبات فهو الكلوروفيل منسوخاً عن اللاتينية (لذلك وجب التنويه) .
- (٢) إحدى أجناس البكتريا التى تتبع Selizomycetes واسم الجنس يعنى عريضة البكتريا الملونة .

- (٣) يشابه كلوروفيل ب نفس التركيب عدا بعض الاختلافات الطفيفة (أنظر شكل ١٢ - ١)
- (٤) حلقة البورفيرين حلقة مركبة من حلقات أى أنها حلقة مركبة وليست بسيطة وحلقة البيرول رمزها العام لك يدي ن أما الحلقة المركبة والتي تعرف بالبورفيرين porphyrins فهي كلمة يونانية تعنى الأرجوانى purple لأن العديد من هذه المركبات التى تحتوى على هذه الحلقة يكون لونها أحمر أرجوانى red-purple
- (٥) قد تعرف باسم مجموعة الفيتيل phytol group وكلمة phyt (o) كلمة يونانية تعنى النبات أى المجموعة النباتية تمييزاً عن هيموجلوبين الدم

وترتبط سلسلة الفيتول برابطة استر (ester) مع مجموعة الكربوكسيل لذرة الكربون السابعة في حلقة البيروفيرين. ويتكون كحول الفيتول من سلسلة طويلة كارهة للماء Hydrophobic chain تحتوي على رابطة زوجية واحدة. ويعتقد أن الفيتول ينتج بنفس طريقة الكحولات الأيضية للكاروتين وربما يكون مشتقاً من فيتامين أ (Vitamin A) ويمتد الفيتول إلى داخل أغشية البلاستيدات الخضراء ويتفاعل مع جزيئات الدهون الكارهة للماء. والفرق بين كلوروفيل أ، ب يتركز في ذرة الكربون الثالثة من حلقة البيروفيرين - حيث يتصل بها مجموعة ميثيل (CH_3) في كلوروفيل أ، أما في كلوروفيل ب فيتصل بها مجموعة ألدهيد $(HC=O)$.

وبالإضافة إلى هذه الفروق الكيميائية البسيطة توجد فروق أخرى في أطياف الامتصاص Absorption spectra - وطيف الامتصاص هو قياس للدرجة امتصاص المادة للضوء ذي الألوان المختلفة، أي ذو أطوال الموجات المختلفة. وطيف الامتصاص يدل على العلاقة بين الامتصاص Absorbance - والذي قد يعبر عنه بالحرف (A) أو الكثافة الضوئية Optical density (OD) أو Absorption أو الامتصاص النوعي specific absorption أو الانطفاء extinction - وبين طول الموجة الضوئية wavelength المقطرة بالنانوميتر^(١) (nm) (nanometer)، وحيث أن طيف الامتصاص يعتمد على التركيب الإلكتروني الخاص للمادة وبالتالي خواص الامتصاص الضوئية للمادة، لذلك فقد استخدمه العلماء بدرجة كبيرة من الدقة واعتمدوا عليه في الكشف عن المواد المختلفة.

ويوضح شكل (١٢ - ٢) أطياف الامتصاص لكل من كلوروفيل أ و ب كما قدر بجهاز الأسبكتروفوتوميتر Spectrophotometer أي جهاز قياس الأطياف الضوئية.



شكل ١٢ - ٢ : أطياف الامتصاص لكل من كلوروفيل أ، ب المستخلص بالأيثر (خلاصات أيثرية) ether extracts

Reprinted from Botanical Gazette 102:463 by F. Zscheile and C. Comar by permission of The University of Chicago Press. Copyright 1941 The University of Chicago Press.

(١) النانوميتر وحدة قياس طولية تعادل ١/١٠٠٠ من الميكرون أو ١/١٠٠٠٠٠٠ من الملليمتر.

يُظهر كل من كلوروفيل أ و ب ذروات امتصاص Absorption maxima في المنطقة الزرقاء - البنفسجية والمنطقة الحمراء البرتقالية من الطيف المرئي أو المنظور visible spectrum . لاحظ أن أقل امتصاص لكل من كلوروفيل أ و ب يكون أو يحدث في المنطقة الخضراء والصفراء أى الموجات من ٥٠٠ - ٦٠٠ نانوميتر . وتعطى أطواف الامتصاص دليلاً غير مباشر وإشارة أو مغزى لأطوال الموجات الضوئية التى تمتص وتكون فعالة في عملية التمثيل الضوئى .

وأطواف الامتصاص التى ذكرناها سابقاً تختص بمستخلص الكلوروفيل في المذيبات العضوية - وتختلف أطواف الامتصاص للكلوروفيل عند قياسها أو تقديرها في الأوراق الحية In vivo في مكانه وموضعه الطبيعي - كذلك تختلف أطواف الامتصاص للكلوروفيلات تبعاً للمذيب المستخدم في الاستخلاص - كذلك تختلف ذروات الامتصاص absorption peaks بوضع نانوميترات تبعاً لمصدر الكلوروفيل المستخلص من الأنواع النباتية المختلفة .

تمثيل الكلوروفيل Chlorophyll Synthesis

لم يستطع العلماء حتى الآن أن يحسموا بطريقة قاطعة كيفية تخليق الكلوروفيل ومركبات بورفيرين الحديد iron porphyrin داخل الخلايا الحية ولكن على أية حال فإن دراسات العديد من الباحثين على أيض مركبات الهيم Heme والكلوروفيل - وعلى خطوات البناء الحيوى لمركبات البورفيرين قد كشفت عن العديد من خطوات هذه المركبات ذات الأهمية العظمى .

ويوجد اتفاق عام بين العلماء على أن أولى خطوات البناء الحيوى للكلوروفيل تبدأ بالمرافق الإنزيمى أ - لحمض السكسينيك أو « سكسينيل كواينزيم أ » "Succinyl CoA" وهو أحد مركبات دورة كربس الوسطية - بتكاثفه مع الحمض الأمينى الجليسين glycine - ويتكاثف هذان المركبان ويعطيان مركباً غير ثابت هو حمض ألفا أمينو - بيتا كيتو أدريك α -amino β keto adipic acid ويحدث لهذا الحمض نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation فيعطى حمض جاما - أمينو ليفيولينيك δ amino levulinic acid ويلزم لحدوث هذا التفاعل توفر المرافق الإنزيمى فوسفات البيرويدوكسين pyridoxal phosphate (بيريدوكسال فوسفات) وإنزيم بناء حمض جاما - أمينو ليفيولينيك (21, 31) أو 6-amino levulinic acid synthetase . ومن الجدير بالذكر أن هناك دليلاً قوياً على أن الضوء يلعب دوراً ما في تخليق هذا الحمض أى أن التخليق يتم عن

طريق وساطة الضوء . وبعد هذه الخطوة السابقة يتم تكثيف Condensation جزيئين من حمض جاما - أمينو ليفولينيك في وجود الإنزيم الخاص بنزع الهيدروجين من الحمض وهو دى هيدروجينيز حمض جاما - أمينوليفولينك - δ - amino levulinic acid dehydrogenase فيتكون مركب بورفوبيلينوجين porphobilinogen وهو مركب وحيد البيرول monopyrrol وفي هذا التفاعل يتم فقد جزيئين من الماء - ولقد أثبت العلماء وجود هذا التفاعل التكتيفي في مستخلصات طحلب الكلوريللا chlorella وأوراق السبانخ (25) ومستخلصات أوراق الشعير النامية في الظلام أى ذات الشحوب الظلامى (26) etiolated وكذلك أوراق الفاصوليا (33) .

وبعد الخطوة السابقة يتم تخليق مركب يوروبورفيرينوجين - ٣ أى Uroporphyrinogen-III من أربع جزيئات من مركب يوروفيلينوجين - يقوم بهذا التفاعل إنزيمان إنزيم تخليق يوروبورفيرينوجين Uroporphyrinogen Synthetase وإنزيم تخليق يوروبورفيرينوجين - ٣ المعاون أو المرافق Uroporphyrinogen-III-Cosynthetase ولقد اكتشف هذان الإنزيمان وكذلك مركب يوروبورفيرينوجين - ٣ في العديد من المواد النباتية (9) .

بعد ذلك يقوم إنزيم نزع مجموعة الكربوكسيل الخاص Uroporphyrinogen decarboxylase بنزع مجموعة الكربوكسيل من الأربعة مركبات حمض الخليك من المركب الأخير وهو يوروبورفيرينوجين - ٣ فينتج مركب كوبرو بورفيرينوجين - ٣ أى Coproporphyrinogen-III وهذا المركب تحت الظروف الهوائية وفي وجود إنزيم الأكسدة ونزع مجموعة الكربوكسيل الخاص وهو Coproporphyrinogen Oxidative decarboxylase يعطى مركب يروتوبورفيرينوجين - ٤ protoporphyrinogen IX والذي بأكسدته يتم الحصول على مركب البورفيرين - ٤ الأولى أى protoporphyrin IX « البروتوبورفيرين - ٤ » وهذا المركب يرتبط بالمغنسيوم ويعطى مركب [مغ - بروتوبورفيرين - ٤] Mg-protoporphyrin- IX ويقوم إنزيم الاستريز الخاص وهو Mg-protoporphyrin methyl esterase فيتكون مركب [استر وحيد الميثيل كمركب المغنسيوم - بروتوبورفيرين - ٤] أى Mg-protoporphyrin IX monomethyl ester ويعتقد أن المانح donor لمجموعة الميثيل في هذا التفاعل هو مركب [كب - أدنوسيل - ميثونين] S-adenosyl methionine . أما الخطوات التالية بعد ذلك والمؤدية لتخليق الكلوروفيل تشمل تحويل مركب Mg-protoporphyrin IX monomethyl ester إلى مركب البروتوكلوروفيليد أو الكلوروفيليد الأولى protochlorophyllide .

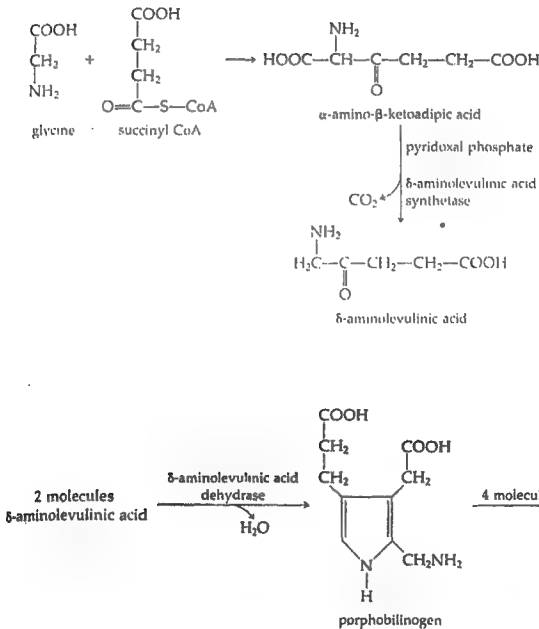
ومن الجدير بالذكر أن الكلوروفيل لا يتم تخليقه في بادرات النباتات مغطاة البذور angiosperm إذا أنبتت ونمت في الظلام (شحوب ظلامى etulated) ويكون اللون السائد في هذه النباتات ذات الشحوب الظلامى الأصفر المخضر ويعزى ذلك لوجود الكاروتنويدات مختلطة بكميات مختلفة من الكلوروفيليد الأولى والكلوروفيل الأولى . protochlorophyllide & protochlorophyll

والخطوة التالية في تخليق الكلوروفيل هي إضافة كحول الفيتول إلى مركب الكلوروفيليد الأولى فيتكون الكلوروفيل الأولى أو البروتوكلوروفيل والذي يعتبر المنشأ الوسطى immediate precursor للكلوروفيل - أ وتوجد أدلة مقنعة أخرى تدل على أن المنشأ المباشر للكلوروفيل - أ هو مركب كلوروفيليد - أ "أى chlorophyllid a" وأظهر العديد من الباحثين (1, 19, 20, 42, 57) أنه عند تعريض بادرات النباتات ذات الشحوب الظلامى للضوء فإن البروتوكلوروفيليد يختزل ضوئياً ويتكون مركب كلوروفيليد - أ (chlorophyllide a) - لاحظ أن الاختزال الضوئى يتم عن طريق إضافة ذرتين من الهيدروجين للنرقى الكربون رقم ٧ ، ٨ في مركب البروتوكلوروفيليد . وتشمل آخر خطوات تخليق كلوروفيل أ أسترة كحول الفيتول مع كلوروفيليد أ فيتكون كلوروفيل أ - ويقوم بهذه الخطوة إنزيم الكلوروفيليز chlorophyllase . ويعتقد كثير من الباحثين على الرغم من أن ذلك لم يحسم بصفة قاطعة أن كلوروفيل ب يتكون أو يتخلق من كلوروفيل أ (7, 9, 53) .

ومن الجدير بالذكر أن خطوة الاختزال الضوئى (أى ضرورة وجود الضوء) لمركب البروتوكلوروفيليد إلى كلوروفيليد أ ضرورية ولا غنى عنها للنباتات مغطاة البذور حتى يتم تمثيل الكلوروفيل . أما في النباتات معرة البذور وبعض السراخس والعديد من الطحالب فإن تخليق الكلوروفيل بجميع خطواته كاملة تتم في الظلام عن طريق النشاط الإنزيمى ولا يلزم توفر الضوء . وأظهرت أبحاث سودينا Sudyina (56) على العديد من النباتات عاريات البذور إن خطوات تخليق الكلوروفيل تكون واحدة في الضوء أو الظلام . وعلى العموم فإن بعض الباحثين اقترحوا أن خطوة تخليق حمض جاما - أمينو - ليفولينيك يلزمها الضوء حتى تتم - لذا فإنه ربما يكون الفرق بين الخطوات الحيوية لبناء الكلوروفيل في معرة البذور عن مثيلاتها في مغطاة البذور يكون في مراحل بناء الكلوروفيل الأولى وهى خطوة بناء حمض جاما - أمينو - ليفولينيك (14) ، وهى الخطوة التى يلزم توفر الضوء لحدوثها .

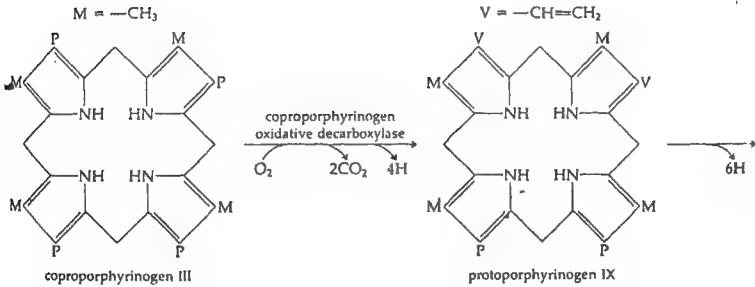
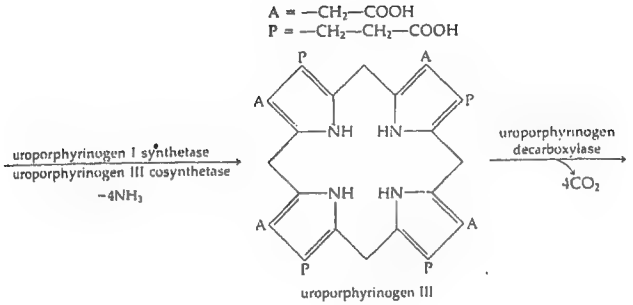
في الخلايا الحية توجد علاقة وثيقة بين الكلوروفيل والبورفيرينات الحاملة للمعادن

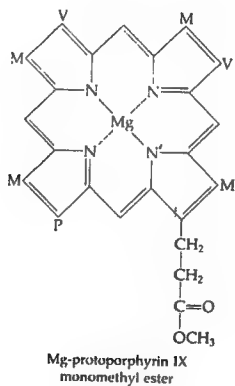
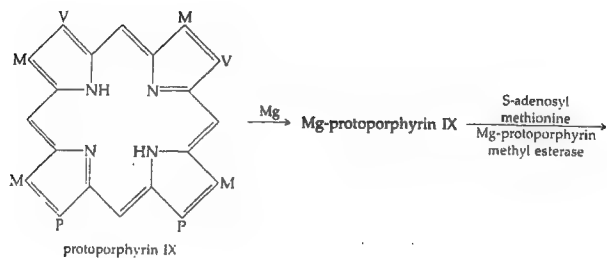
metal- porphyrins مثل صبغة الدم (الهيم Heme) والسيتوكرومات cytochromes - والفرق بين الكلوروفيل وتلك المركبات الأخرى هو أن الكلوروفيل يحتوى على المغنسيوم وسلسلة الفيتول الجانبيّة أما الهيم والسيتوكرومات فإنها تحتوى على الحديد وليس لها ذيل من الفيتول ويعتقد أن هذه المركبات لها نفس الخطوات التمثيل حيوية^(١) .

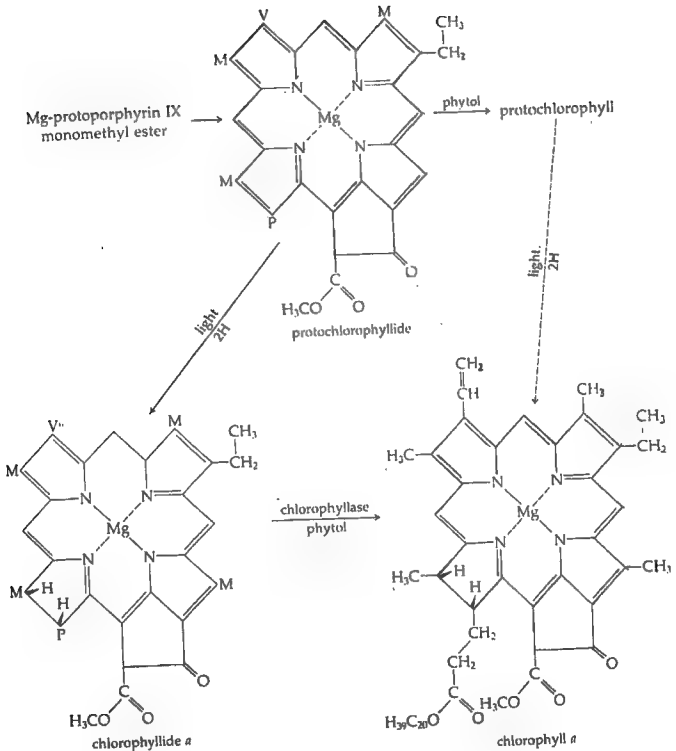


(١) التشابه بين التركيب والتمثيل للهيم والكلوروفيلات والسيتوكرومات إحدى الدعائم الأساسية لوحدة نشأة

الكائنات الحية ، كلمة هيم heme يونانية تعنى الدم blood .



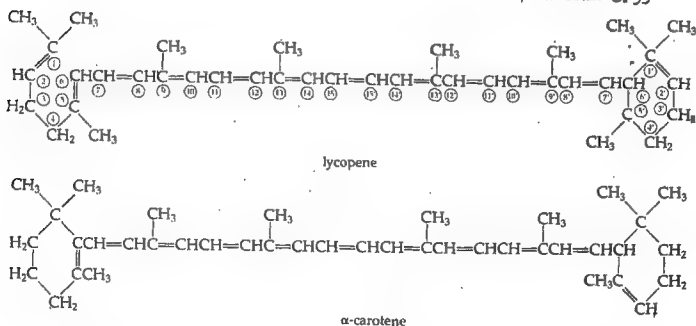




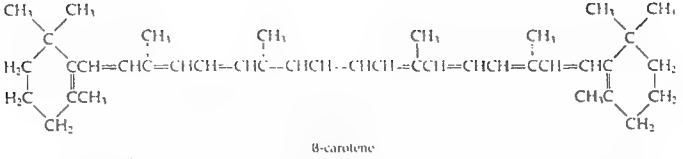
صبغات الكاروتينويدات Carotenoid pigments

الكاروتينويدات هي مركبات دهنية واسعة الانتشار في الحيوانات والنباتات ويتدرج لونها من الأصفر إلى الأرجواني^(١) purple وتنتشر الكاروتينويدات بتركيزات مختلفة في جميع النباتات الراقية تقريباً ، وكذلك في العديد من الكائنات الدقيقة بما فيها الطحالب الحمراء والخضراء وبكتيريا التمثيل الضوئي والفطريات (24). ولقد عزل العالم Wackenroder عام ١٨٣١ م أول أفراد مجموعة الكاروتينويدات وهو الكاروتين Carotene من جلور نبات الجزر carrot roots ومنه اشتق الاسم .

وظل الأمر كما هو حتى بعد عام ١٩٢٥ م حيث استطاع العديد من الباحثين أمثال Karrer, Jucker, Lederer, Kuhn, وزخمستر Zechmeister تحديد التركيب الكيميائي لبعض الكاروتينويدات بدقة ، وتعتبر الكاروتينويدات الموجودة طبيعياً مشتقات لمركب الليكوبين Lycopene وهي صبغة حمراء توجد في ثمار الطماطم والعديد من النباتات الأخرى ، وتتكون من سلسلة مستقيمة من الهيدروكربونات الغير مشبعة - وهذه السلسلة تتكون من وحدتين متماثلتين طبق الأصل ومتصلتين مع بعض برابطة زوجية بين ذرتي الكربون ١٥ ، ١٥ . والرمز الكيميائي العام لليكوبين هو $(C_{40}H_{56})$ - ويتكون من ثماني وحدات من الأيزوبرين isoprene units و رمزه $C(CH_3) = CH = CH_2$. وهكذا فإننا نجد أن الكاروتينويدات تتكون من ثمانية وحدات من الإيزوبرين - ونورد هنا ثلاث أنواع مختلفة من الكاروتينويدات مع تركيباتها الجزيئية وهي الليكوبين lycopene ، ألفا كاروتين α -carotene ، البيتا - كاروتين β -carotene

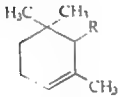


(١) اللون الأرجواني ، هو اللون الذي يقع بين الأحمر والأزرق بدرجاتهم المختلفة وقد يعرف بين العامة بالملف .



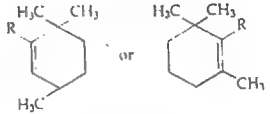
ويعتبر البيتا كاروتين β-carotene من أكثر الكاروتينويدات وأهمها وجوداً وانتشاراً في أنسجة النباتات ولونه أصفر يرتقلى ويختلط به ألفا كاروتين α-carotene عادة بنسب تتراوح بين صفر - ٣٥٪ والفرق الكيميائي بين ألفا - كاروتين وبيتا - كاروتين يتلخص في أن البيتا - كاروتين يحتوى على حلقتين من حلقات بيتا - أيونون β ionone ring أما ألفا - كاروتين فإنه يحتوى على حلقة من ألفا - أيونون وحلقة من البيتا - أيونون - لاحظ الفرق بين الحلقتين كما هو موضح بالرسم .

= unsaturated side chain (see α-carotene for example)



α-ionone ring

R = side chain (see β-carotene for example)



β-ionone ring

والكاروتينويدات التي تتكون فقط من الكربون والهيدروجين تسمى كاروتينات carotenes - أما التي تحتوى على الكربون والهيدروجين والأوكسيجين فتسمى الزنثوفيلات Xanthophylls - وعلى هذا الأساس فإن أفراد مجموعة الكاروتين ينتهى اسمها بالمقطع (-ene) وأفراد مجموعة الزنثوفيل ينتهى اسمها بالمقطع (-in) . والزنثوفيلات أوسع انتشاراً ووجوداً في الطبيعة من الكاروتينات - وفي الأوراق الخضراء النامية فإن تركيز الزنثوفيلات إلى الكاروتينات يكون في حدود ٢ : ١ (24) ويوضح جدول (١٢ - ١) مجموعة الزنثوفيلات الكبرى (المهمة) الموجودة في الأوراق الخضراء .

جدول ١٢ - ١ : الزنثوفيلات الكبرى الموجودة في الأوراق الخضراء .

Source : Date from Goodwin (1960) Reprinted with permission المصدر ١٩٦٠

الاسم	التركيب	النسبة المئوية من الكمية الكلية
cryptoxanthin	3-hydroxy- β -carotene	4
lutein	3,3-dihydroxy- α -carotene	40
zeaxanthin	3,3-dihydroxy- β -carotene	2
violaxanthin	5,6,5',6'-diepoxyzeaxanthin	34
neoxanthin	$C_{40}H_{56}O_4$ ، يعرف التركيب الكيميائي بالخط	19

الكمية النسبية تمثل النسبة المئوية من الكمية الكلية للزنثوفيلات الموجودة في الأوراق الخضراء .

والكاروتينويدات مثل الكلوروفيل توجد في البلاستيدات الخضراء وفي حاملات اللون (الكروماتوفورات) (13, 60, 61) chromatophores - كمعقدات أو مركبات بروتينية غير ذائبة في الماء water insoluble protein complexes - ويعتبر التوجيه الخاص specific orientation للكاروتينويدات بالنسبة للكلوروفيل داخل النظام الغشائي للبلاستيدات الخضراء ذات أهمية في عملية التمثيل الضوئي .

الدور المحتمل للكاروتينويدات في النباتات

Probable Role of Carotenoids in Plants

تركزت معظم الدراسات السابقة على الدور الفسيولوجي للكاروتينويدات حول علاقتها بفيتامين « أ » والتغذية الحيوانية أما في السنوات الحديثة فقد وجه العلماء انتباههم إلى الدور المحتمل أن تلعبه الكاروتينويدات في النبات ، ويوجد دوران على الأقل قد أقيم الدليل عليهما وهما :

١ - وقاية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية photooxidation .

٢ - امتصاص ونقل الطاقة الضوئية إلى كلوروفيل « أ »

وقاية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية

Protection Against Photooxidation of Chlorophyll

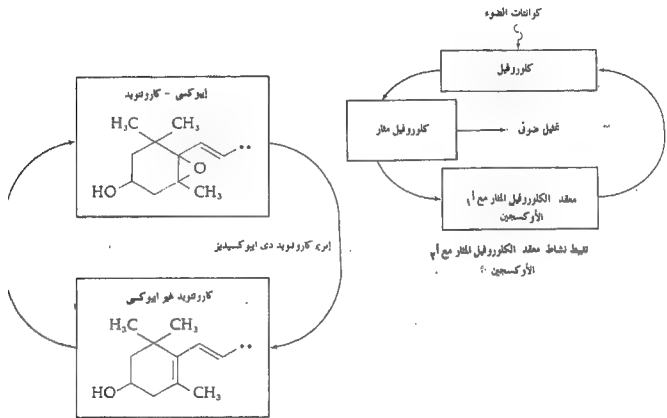
تعتبر الطفرة الخضراء المزرقة من طحلب (*Rhodospseudomonas spheroides*) من الوجهة العملية خالية من الكاروتنويدات ، لذا فإنها تعاني من الأكسدة الضوئية للكلوروفيل . وهذه الطفرة تنمو وتمثل ضوئياً تحت الظروف اللاهوائية (50) . أما الطفرة الخضراء الشاحبة من طحلب (*chlamydomonas*) فخالية من الكاروتنويدات تماماً . وكما هو متوقع فإن هذه الطفرة يجب أن تنمو في الظلام تماماً وتموت إذا نمت في الضوء (50) . في الواقع عدد قليل من الطفرات الكلوروفيلية الذي ينقصها الكلوروفيل هي في الواقع طفرات كاروتنويدية ينقصها الكاروتنويدات . والظاهرة السابقة الذكر أدت إلى اقتراح أن الكاروتنويدات تحمي الكلوروفيل من التحطيم .

وحماية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية تحدث أيضاً في النباتات الراقية ، على الأرجح ، فعلى سبيل المثال إذا عُرضت بادرات طفرة الذرة البيضاء - ٣ (3- mutant white seedling) وهي طفرة خالية من الكاروتنويدات (36) إلى الظروف الهوائية والضوء ، فإنها تخلف الكلوروفيل . ولكن إذا طالت مدة الإضاءة ، فإن الكلوروفيل يتحطم ، مما يدل على أن الطفرة لها المقدرة على تخليق الكلوروفيل لكنه يتحطم بالضوء (34) ، والدليل على أن الكلوروفيل يتحطم بالأكسدة الضوئية ، أنه عند إضاءة البادرات في جو من النيتروجين ، فإن الكلوروفيل لا يتحطم . ولقد أُقيم الدليل على أثر الكاروتنويدات الواقي للكلوروفيل من الأكسدة الضوئية في طفرات عباد الشمس أيضاً .

ويعتقد العديد من الباحثين أن أثر الكاروتنويدات في وقاية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية يرجع إلى أنها تسلك أو تعمل كمواد لها الأفضلية في عمليات الأكسدة التمثيل ضوئية photosynthesized oxidations ولقد تقدم بالاقتراح السابق كالفن Calvin في عام ١٩٥٥ م (12) ثم أخيراً كل من سيستروم وجريفس واستينر & Griffiths Sistrom Stanier في عام ١٩٥٦ م (54) . ولقد اقترح العلماء السابق ذكرهم أن الكاروتنويدات تتأكسد إلى مركبات الأيبوكسيد epoxides من خلال تحفيز الضوء لتكوين تلك المركبات (epoxides) عن طريق تكوين رابطة زوجية ، وبعد ذلك تحتل الكاروتنويدات الأيبوكسيدية في الظلام عن طريق تفاعل إنزيمي . ولقد اقترح لوند جار (39) Lundegearth بناءً على أدلته ، أن الضوء يحفز تحويل الكاروتين carotene إلى زانثوفيل xanthophyll في البلاستيدات الخضراء المعزولة من السباغ .

ولقد استطاع بايجي وكرينسكى (Bamji & Krinsky (3 بدراساتهما على الإيوجليينا^(١) (*Euglena gracilis*) إقامة الدليل على وجود تفاعل اختزالى (دى ايبوكسى) يحدث فى الظلام Dark reductive deepoxidation لمركب ايبوكسى - كاروتنويد epoxy-carotenoid ليكون مركب غير ايبوكسى - كاروتنويد nonepoxy-carotenoid ويحفز هذا التفاعل إنزيم carotenoid deepoxidase (كاروتنويد دى ايبوكسيديز) ومن الجدير بالذكر أن التفاعل العكسى أى تكوين مركب ايبوكسى - كاروتنويد epoxy-carotenoid قد وجد أيضاً فى الإيوجليينا (*E. gracilis*) تحت الضوء والأوكسجين الجزئى .

وأدت هذه النتائج بالعالم كرينسكى (Krinsky (35 إلى اقتراح وجود دورة ايبوكسيد epoxide cycle تكون وظيفتها حماية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية (لاحظ شكل ١٢ - ٣) .



شكل (١٢) دورة الإيبوكسيد

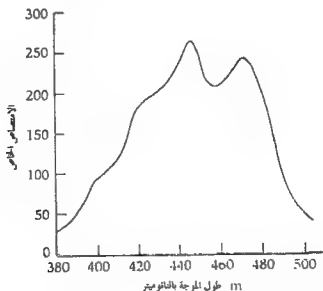
شكل ١٢ - ٣ : دورة الإيبوكسيد وإيقاف نشاط معقد [الكلوروفيل الخار - والأوكسجين]

(١) الإيوجليينا كائنات حية دنيّة ربما تعتبر حلقة وصل بين الكائنات النباتية والحيوانية فيوجد بها صبغات التمثيل الضوئى - وقد تفقد السوط أو الذنب « فى هذه الحالة ، أو تكون مدببة وتفقد صبغاتها وهى تعمل كحيوانات أولية فى هذه الحالة (أى غير ذاتية التغذية) فى غياب الضوء .

وفي هذه الدورة فإن الكلوروفيل الذى نشط أو أثّر نتيجة لامتنصاه الطاقة الضوئية يعود إلى حالته الأصلية بعد مشاركته في تفاعلات التمثيل الضوئي - وقد يحدث أن يرتبط هذا الكلوروفيل المثار أو المنشط بالأوكسجين الجزيئي مكوناً مركب أو معقد يؤدي إلى أكسدته أكسدة ضوئية - ومركب (الكلوروفيل المثار - الأوكسجين) ممكن تثبيط أو إيقاف نشاطه وبذلك لا يتأكسد الكلوروفيل ضوئياً - عن طريق ارتباط الأوكسجين مع مركب [كاروتنويد - غير ايبوكسى] nonepoxy- carotenoid والذى يؤكسد ويعطى مشتقات ايبوكسيدية للكاروتنويد epoxide- carotenoid derivative ويعاد تكوين مركب [كاروتنويد - غير ايبوكسى] عن طريق المشتق (كاروتنويد - ايبوكسى) epoxy- carotenoid derivative من خلال تفاعل إنزيمي ظلامى يحفزّه الإنزيم الخاص وهو carotenoid deepoxidase أى كاروتنويد - دى ايبوكسيديز (لاحظ الدورة) .

نقل الطاقة إلى الكلوروفيل Transfer of Energy to Chlorophyll

يستند توقعنا إلى أن للكاروتنويدات دوراً ما في عملية التمثيل الضوئي إلى وجودها في جميع الأنسجة التى تقوم بهذه العملية وعلى أى حال فإن هذا الدور لا بد أن يكون ثانوياً - حيث أن الأنسجة الغنية بالكاروتنويدات والخالية من الكلوروفيل لا تستطيع أن تقوم بعملية التمثيل الضوئي ، ويبدو أن الطاقة الضوئية الممتصة بالكاروتنويدات تنتقل إلى كلوروفيل أ أو (الكلوروفيل البكتيري أ.) حيث تستغل في عملية التمثيل الضوئي ، ولقد حصل الباحثون على دليل قوى يؤيد هذا الاقتراح ، فقد بينوا أن امتصاص



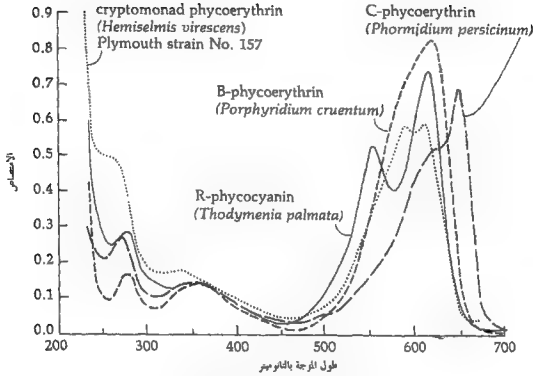
شكل ١٢ - طيف الامتصاص لبيتا - كاروتين في مذيب الهكسان

الكاروتنويدات للطاقة الضوئية بسبب الفية أو لصف الكلوروفيل fluorescence of chlorophyll ويوضح شكل (١٢ - ٤) طيف الامتصاص لبيتا - كاروتين - β -carotene

صبغات الفيكوبيلينات Phycobillins

توجد مركبات البليروتين الحمراء red biliprotein وتسمى فيكواريثرين phycoerythrins - وكذلك توجد مركبات البليروتين الزرقاء blue biliprotein وتسمى فيكوسيانين phycocyanins بكثرة في الطحالب والبكتيريا التي تقوم بالتمثيل الضوئي . ويسمى الشطر الحامل للون chromophore moiety في مركبات البليروتين باسم فيكوبيلين phycobilin ويكون متصلاً اتصالاً وثيقاً بالبروتين مما يجعل دراسة خواص الفيكوبيلين في صورته النقية أمراً صعباً جداً وترتب على ذلك أن أغلب معلوماتنا عن هذه الصبغات نتجت من دراسات تمت على مركب أو معقد الصبغة مع البروتين .

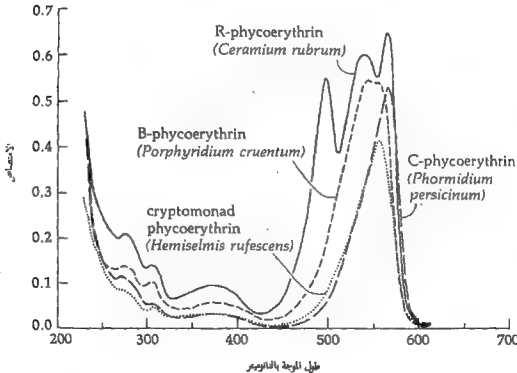
وأطراف الامتصاص لصبغات الفيكوبيلين ذات أهمية خاصة إذا أخذنا في الاعتبار أن الفيكوبيلين له نشاط في نقل الطاقة الضوئية إلى الكلوروفيل لاستغلالها في التمثيل الضوئي من شكل (١٢ - ٥) ، (١٢ - ٦) نرى أن صبغات الفيكوسيانين phycocyanin والفيكواريثرين phycoerythrin تمتص الضوء بكفاءة في مجال من أطوال الموجات الضوئية التي لا يمتصها الكلوروفيل - ويعتبر هذا من الأسباب التي تجعلنا نعتبر أن صبغات الكاروتنويدات والفيكوبيلينات نشطة في امتصاص الطاقة الضوئية التي تستغل في التمثيل الضوئي ومن ثم نشير إليها على أنها الصبغات المساعدة accessory pigments لأن دورها في التمثيل الضوئي دوراً غير مباشراً - أي أن الطاقة التي تمتصها هذه الصبغات تنتقل إلى الكلوروفيل قبل أن تكون فعالة أو تستغل في التمثيل الضوئي - وهذه الصبغات المساعدة تعطي ذروات لصف fluorescence peaks تتداخل مع بعضها البعض overlap - وهذا التداخل مهم لنظام انتقال الطاقة في جهاز التمثيل الضوئي (الكلوروبلاستيدات) . ومن الممكن الحصول على دليل تجريبي يدل على مشاركة الصبغات المساعدة بجانب الكلوروفيل في عملية اقتناص الطاقة الضوئية وذلك بمقارنة طيف الامتصاص absorption spectrum لنبات أو نسيج أو خلية أو صبغة ما مع طيف العمل أو الفعل أو النشاط action spectrum لعملية التمثيل الضوئي .



شكل ١٢ - ٥ : أطوال الامتصاص لخلايل مائية لصبغات الفيكوساينين (pH من ٦ إلى ٧) .

From R.A. Lewin, ed 1962. Physiology and Biochemistry of Algae. New York : Academic Press:

Reprinted by permission

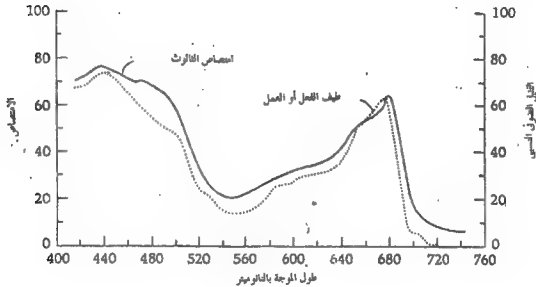


شكل ١٢ - ٦ : أطوال الامتصاص لخلايل مائية لصبغة الفيكوارينين (pH من ٦ إلى ٧) .

From R.A Lewin, ed. 1962. Physiology and Biochemistry of Algae. New York: Academic Press.

Reprinted by permission.

وطيف العمل أو النشاط action spectrum هو مقياس يوضح كفاءة أو معدل العملية الفسيولوجية (التي يلزمها الضوء) على موجات الضوء المختلفة الأطوال وذات الكثافة الضوئية الواحدة.



شكل ١٢ - ٧ : يوضح أطيايف الامتصاص والعمل (النشاط) لخالوث الطحلب الأخضر (*Ulva taenolata*)
ويلاحظ أن عملية التحليل الضوئي تكون نشطة على موجات طوفا ٤٨٠ - ٥٠٠ نانومتر - مما يوضح أن هناك نقلاً
لبعض الطاقة من الكاروتينويدات إلى الكلوروفيل .

Reproduced from F. Haxo and L. Blinks. The Journal of General Physiology, 1950, 33: 389 by copyright permission of the Rockefeller University Press.

وبمقارنة طيف الامتصاص لصبغة ما لطيف العمل لعملية ما - يدلنا على مشاركة هذه الصبغة في العملية أم لا - فمثلاً طيف الامتصاص للكلوروفيل يشابه بدرجة كبيرة طيف العمل (النشاط) لعملية التمثيل الضوئي في أغلب الأنسجة النباتية - وبمقارنة أطيايف الامتصاص بأطيايف العمل لخلية أو نسيج ما نحصل على دلائل أو معلومات تفيد أو توضح ما إذا كانت هناك صبغات أخرى بجانب الكلوروفيل تشارك في العملية الفسيولوجية التي يحفزها أو يلزمها الضوء . وشكل (١٢ - ٧) يوضح مثل هذه المقارنة .

ويوجد هناك شك حول المكان الحقيقي لصبغات الفيكوبلين - فمثلاً تحتوي الطحالب الحمراء على كلوروبلاستيدات أما الطحالب الخضراء المزرققة وقسم الطحالب

الأولية^(١) algal division Cryptophyta فإنها تحتوى على تركيب غشائى حر free lamellar structure أى غير محدد بغشاء كلوروبلاستيدى (غلاف) . ويقترح جيراند (22) Girand أن صبغات الفيكوبلين توجد وتتركز فى الحشوة أو السدى Stroma للبللاستيدات الخضراء . وأظهرت أبحاث ييجوراد Begorad وآخرون (8, 11) باستخدام الميكروسكوب الإليكترونى على التركيب الغشائى للعديد من الطفرات لطحلب (Cyanidium caldarium) وهذه الطفرات ينقصها صبغات الفيكوبلين - إن أغشية النوع البرى من الطحلب (غير مطفور) ليست أسماك من أغشية الطفرات التى لا تحتوى على الفيكوبلين مما يدل على أن هذه الصبغات لا توجد فى التركيب الغشائى بل توجد فى الحشوة (السدى) stroma وهذا يعتبر دعماً للملاحظات جيراند Girand وأظهرت أبحاث جانتي وكونتي (18) Gantt & Conti على الطحلب الأحمر (Porphyridium cruentum) إن صبغات الفيكوبلين لا توجد حرة فى الحشوة أو السدى matrix (stroma) للبللاستيدات الخضراء ، بل توجد متصلة بأغشية هذه البلاستيدات ، وفى هذا الطحلب توجد صبغة الفيكواريثرين phycoerythrin على هيئة حبيبات صغيرة small granules ومتصلة بالأغشية بترتيب على درجة عالية من الانتظام . وعلى الرغم من أن هذه الحبيبات من الممكن أن تكون ريبوزومات لكن الدلائل توضح أنها أكبر منها فى الحجم ولا تظهر الترتيب الخاص بالريبوزومات المرتبطة بالأغشية - كذلك فهذه الحبيبات تكون مقاومة للاستخلاص بإنزيم الريبونيكليز (RNase) Ribonuclease ومن الجدير بالذكر أن حبيبات صبغات الفيكوبلين قد لوحظت أيضاً فى بعض الطحالب الحمراء الأخرى .

وقد وجد جانتي وكونتي (16, 17, 18) Gantt & Conti أنه فى الطحالب التى تكون فيها صبغة الفيكوسيانين phycocyanin هى الصبغة السائدة من مجموعة الفيكوبلين phycobilin - فإن الصبغة لا توجد على هيئة حبيبات بل تكون موجودة على هيئة صفوف من القطع المفككة أو سلاسل من الأقراص الرقيقة - وقد لوحظ هذا النوع من الترتيب فى فطر (P. aerugineum) - وهو فطر يحتوى على الفيكوسيانين كصبغة سائدة (موجودة بكمية كبيرة بالنسبة للصبغات الأخرى من مجموعة الفيكوبلين) - واطلقوا على هذه الأقراص أو القطع اصطلاح فيكوبيليزومات phycobilisomes .

(١) أى الطحالب ذات الكائنات الخفى وقد بطلت هذه التسمية الآن .

الكلوروبلاستيدات (البلاستيدات الخضراء) (chloroplasts^(١))

تحدث عملية البناء الضوئي من بدايتها حتى نهايتها داخل البلاستيدات الخضراء وهي إحدى العضيات السيتوبلازمية ذات التركيب الهندسي المعقد - وتوجد الكلوروبلاستيدات في الطحالب الخضراء green algae والنباتات الخزازية Bryophytes والنباتات الوعائية vascular plants - ولكن لا توجد في الفطريات والطحالب الخضراء المزرقة والبكتريا المثلة ضوئياً - في هذه البكتريا توجد الصبغات في تراكيب غشائية تسمى حاملات اللون chromatophores ، أما في الطحالب الخضراء المزرقة فتوجد الصبغات إما على الأغشية أو داخلها .

تركيب البلاستيدة الخضراء Chloroplast Structure

يمكن مشاهدة البلاستيدات الخضراء بسهولة بالميكروسكوب الضوئي كعضيات متباينة في الحجم (٤ إلى ٦ ميكرون في القطر) ومتباينة أيضاً في الشكل (كروية إلى بيضية round to oval) ، إلا أن تركيب البلاستيدات الخضراء الدقيق لا يمكن تمييزه إلا بالميكروسكوب الإلكتروني (أنظر شكل ١٢ - ٨) .

ولاستعراض ملخص عن محتويات البلاستيدات الخضراء فإنه يمكن بإيجاز أن نوضح أن هذه المحتويات محاطة تماماً بنظام غشائي مزدوج double membrane (أو الغلاف envelope) . هذه الأغشية مستمرة بدون أى ثقب أو أى جزئيات منتظمة ملتصقة بها (50) قد لاحظ العلماء أن هذا الغلاف ، كما هو الحال في معظم الأغشية الخلوية الأخرى اختياري النفاذية differentially permeable . فعلى سبيل المثال لاحظ مودراك Mudrack (43) أن البلاستيدات الخضراء لنبات الكرينم (Agapanthus umbellatus)^(٢) يحدث لها بلزمة plasmolyzed وإنعكاس للبلزمة deplasmolyzed بنفس الأسلوب كما هو الحال في الغشاء البلازمي الخلوي plasmolemma عند تعريضها لمحاليل لها جهود أزموزية مختلفة .

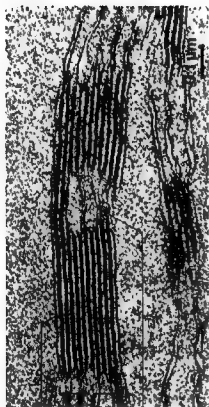
والبلاستيدات الخضراء للنباتات الراقية تحتوى على أغشية الجرانا أو البذيرات أو الحبيبات grana lamella والتي تكون فائقة التنظيم أو الترتيب وتحدث بها التفاعلات الكيمووضوئية لعملية التمثيل الضوئي . وفي القطاع العرضي تظهر أغشية البذيرات أو الحبيبات مزدوجة

(١) الكلوروبلاست chloroplast كلمة لاتينية من شقين تعنى الأجسام الخضراء .

(٢) الكرينم من نباتات الزينة الذى يزرع من أجل أزهاره وهو نبات مصنف مائ يتبع العائلة النرجسية Amaryllidaceae وقد يعرف إسمه العلمى أيضاً (Crinum africanum) .

وتكون ذات تركيب يشبه الكيس أو الجراب Sac like structure ويسمى الثيلاكويدات (ثيلاكويد) thylakoids وترتبط بعض الثيلاكويدات مع بذرة أخرى (granum) عن طريق أغشية داخل الحشوة أو السدى (Stroma) وتسمى هذه الأغشية التي تربط بين البذيرات (الحبيبات) بأغشية الحشوة أو اسدى stromal lamella (لاحظ الفصل الأول) ومن الجدير بالذكر أن البذيرات (الحبوب) لا توجد في البلاستيدات الخضراء للطحالب - وفي الطحالب الخضراء المزرقة فإن الأغشية توجد في السيتوبلازم بدون غلاف يحددها وفي مثل هذه الحالات فإن صبغات البلاستيدات الخضراء توجد موزعة أو منتشرة بانتظام وبكثافة واحدة على أو في داخل الأغشية وصبغات الفيكوبلين توجد في الفيكوبليزومات phycobilisomes متصلة أو ملتصقة بالأغشية (شكل ١٢ - ١٩).

أما في البلاستيدات الخضراء للنباتات الراقية فإن الصبغة توجد في الأغشية فقط . وتوجد في الحشوة كذلك قطيرات الدهن ، حبوب النشا وحويصلات بالإضافة إلى النظام الغشائي السابق شرحه . وتوجد في حشوة البلاستيدات الخضراء الخاصة بالطحالب مراكز تكوين النشا (البيرونويد) pyrenoids وبعض البقع الحلقية eye spots . ولقد اعتبرت الكوانتوزومات quantosoms سابقاً أنها الوحدة الأساسية لتمثيل الضوء basic photosynthetic unit والكوانتوزوم عبارة عن دقائق كروية مطمورة في الأغشية الفسفوليبيوبروتينية للثيلاكويدات - ونحن نذكرها هنا لأن بعض الكتب الحديثة ما زالت تشير إليها على أنها الوحدة الأساسية لتمثيل الضوء - وفي رأينا أن هذه الكوانتوزومات لا تشكل وحدات تمثيل ضوئية فعالة - لأنها ليست من الكبر بدرجة تسمح لها أن تحتوى أو تشمل على جميع المركبات والمكونات اللازمة لخلوئ عملية التمثيل الضوئي بالكامل وليست كذلك وحدات تمثيلية ضوئية تتمتع بالاستقلال سواء في داخل الكائن الحي in vivo أو في خارجه in vitro .



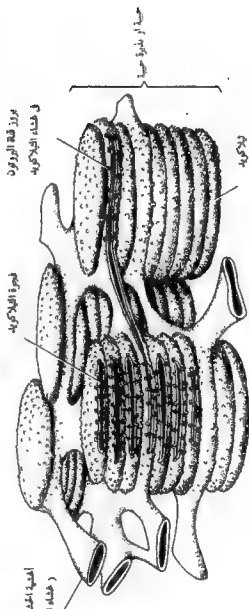
ثلاكويد

غشاء

(غشاء الأستروما)

a.

الغشاء المحيطة بالأسس
(غشاء الأستروما)



مركز لفة البروتين

في غشاء الثلاكويد

لمجرة الثلاكويد

ثلاكويد

غشاء لفة حبيبة

b.

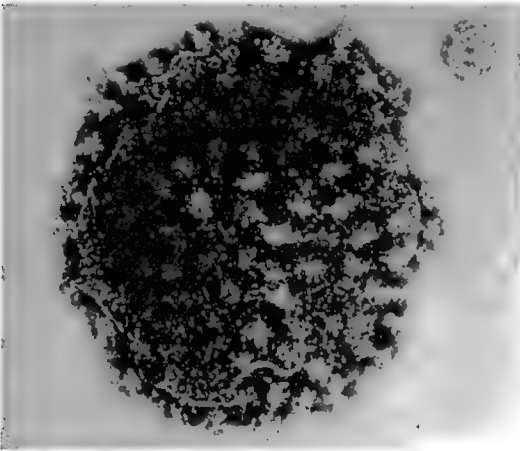
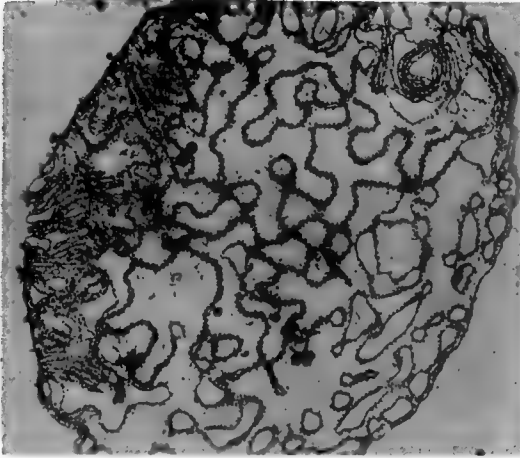
شكل ١٧ - ٨ : البلاستيدات الخضراء .

(أ) صورة بالميكروسكوب الإلكتروني لاثنتين من البنية (الحبيبات) وثلاكويدات الممتدة من بلاستيدة خضراء في النسيج الوسطى لورقة البسبج المجازي (قوة التكبير $17,600 \times$ مرة) .

(ب) تركيب ثلاث الأبعاد للبنية والأغشية البلاستيدية لاحظ الثلاكويدات التي يشبه تركيبها رقائق الورق

waferlike structure

Courtesy of R. Rufner, Massachusetts Agricultural Experiment Station, The University of Massachusetts.



شكل ١٢ - ٩ : (أ) قطاع في البلاستيدة الخضراء لطحلب (*Porphyridium cruentum*) لاحظ وجود الفيكوبليزومات *Phycobilisomes* واتصالها بالجانب الخارجي الخارسي للأغشية - ولا تكون مصلة بملاجل الكلوروبلاستية - قوة التكبير $15,700 \times$ مرة .
(ب) الحبيبات الخاصة في البلاستيدات الخضراء لطحلب (*P. cruentum*) وقد كبرت بدرجة كبيرة - وهذه الحبيبات تتكون من تحت وحدات صبغية ولكنها واضحة - قوة التكبير $114,000 \times$ مرة .
From E. Gantt and S.F. Conti. 1967. Brookhaven Symp. Biol. 19:393 Photo courtesy of E. Gantt, Smithsonian Radiation Biology Laboratory.

أصل (منشأ) البلاستيدات الخضراء و تكوينها

Chloroplast Origin and Formation

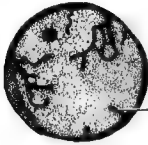
تدل البراهين الحالية بقوة على أن البلاستيدات لا تتخلق من جديد بدون أصل سابق لها - de novo - بل تنشأ وتتخلق من بلاستيدات موجودة أصلاً وتسمى البروبلاستيد proplastid (البلاستيدة الأولية) وتنشأ البلاستيدات الملونة chromoplasts العديمة اللون leucoplasts من انقسام البروبلاستيدات المنقولة من جيل إلى جيل في سيتوبلازم الخلايا البينية egg cells - ويبدو أن إنتاج البلاستيدات يسير مع انقسام الخلايا في مرحلة النمو الابتدائي لجسم النبات - ونستطيع أن نستنتج أن البلاستيدات يحدث لها إنقسام بدليل أن البلاستيدات التي لا تنتج الكلوروفيل تعطى أيضاً بلاستيدات خالية من الكلوروفيل - زد على ذلك أن العلماء (47) لاحظوا انقسام البلاستيدات الخضراء الكاملة التكوين في النباتات الراقية - ومن الجدير بالذكر أن البلاستيدات الخضراء تحتوى على حمض دى او كسى ريبونيكليك DNA الدائرى وعلى حمض ريبونيكليك RNA وهما غير مشابهي للأحماض النووية (DNA & RNA) الموجودة في جينوم الخلية cell genome .

وهذه الحقائق تؤدي إلى اقتراح أن البلاستيدات لها بعض الاستقلال وليس استقلالاً كاملاً - في الضبط والسيطرة على نظام تمثيل بروتين خاص .

ويوجد تشابه مدهش بين البلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا وهما من عضيات السيتوبلازم - فكلاهما يتكون بصفة أساسية من معقدات ليوبروتينية وكلاهما يحتوى على إنزيمات التنفس والصبغات وينتجان جزئى ATP وكلاهما يتكاثران في العدد في الخلية ويحاطان بغشاء مزدوج وكذلك يحتويان على نظام غشائى داخلى وهما لأحماض نووية خاصة وهذه التشابهات تدل على أن هذين العضيين يرتبطان بعلاقة قوية وثيقة وتعطى العلماء فرصة للتخيل واقتراح أن الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء كانتا مستقلتين وتكاثران تكاثراً ذاتياً ثم غزا الخلايا البدائية وعاشا فيها معيشة تكافلية داخلية .

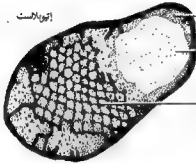
ويعتبر فون فيتسنين Von Wettstein (58) أول من تتبع بالميكروسكوب الإلكتروني تكشف أو تطور البلاستيدات الخضراء من بداية مراحل البروبلاستيدة المبكرة حتى تكوين الكلوروبلاستيدة الكاملة النمو أو الناضجة - وكما هو موضح في شكل (١٢ - ١٠) فإن المراحل يمكن توضيحها كالآتي :

بروبلاستيد (البلاستيدة الأولية)



الانطواءات الغشائية الداخلية

إيثوبلاست



المولودم

غشا

الجسم الغشائي الأولي
يتكون من الصمام الانطواءات

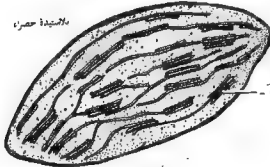


الجسم الغشائي الأولي

يفقد خواصه المبلورية
(شكله البلوري)

ويكون الشكل الابتدائي للتيلاكويده

ماتستيدة حمراء



مركز البنية أو المبييت

شكل ١٢ - ١٠ : تكشف أو تطور البلاستيدات الخضراء .

- ١ - تتكون الحويصلات vesicles في المراحل المبكرة للبروبلاستيدة - وتنشأ هذه الحويصلات كنفطيات أو تبولات blebs من الغشاء الداخلي للبروبلاستيدة .
- ٢ - تتصل الحويصلات مع بعضها البعض وترتب نفسها في طبقات .
- ٣ - يزداد التحام والنمو السطحي للأغشية القرصية المتكونة .
- ٤ . - يمكن تمييز الخواص المميزة للأغشية في هذه المرحلة .
- ٥ - يحدث انقسام أو تكاثر للأغشية يكون نتيجته تكوين نظام غشائي متصل بدرجة ما .

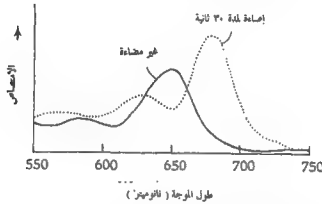
٦ - يحدث تكشف وتكوين البذيرات (الحبيبات) grana ويجدر أن نذكر أنه ليس من الضروري أن تنشأ جميع البلاستيدات الخضراء مباشرة من البروبلاستيدات - فمثلاً أغلب البلاستيدات الخضراء الموجودة في خلايا النسيج الوسطى للورقة Mesophyll تنشأ من انقسام البلاستيدات الخضراء الناضجة أى الكاملة النمو عند نمو الأوراق - زد على ذلك أن إنتاج هذه البلاستيدات الخضراء التي في النسيج الوسطى تكون تحت سيطرة الضوء - في هذا الخصوص فإن الموجات الحمراء والزرقاء هما أكثر الموجات فعالية في إنتاج البلاستيدات الخضراء الخاصة بالنسيج الوسطى.

النظام الغشائي وتكوين الكلوروفيل Lamellar System and Chlorophyll Formation

عندما تنمو بادرات النباتات كاسيات البذور في الظلام فإنها تستطيل بدرجة ملحوظة ويكون لونها أصفر شاحباً ويرجع هذا اللون إلى وجود صبغة الكاروتينويدات وغياب صبغة الكلوروفيل وهذه النباتات ذات الشحوب الظلامى etiolated التى تكون شاحبة وضعيفة - تحتوى على بروبلستيدات proplasts تسمى إتيوبلاستيدات etiolated (البلاستيدات الشاحبة) وفيها تتركز صبغة الكاروتينويدات في أغشية الغلاف المزدوج وفى أغشية الحشوة stroma lamella المشتتة - هذا بالإضافة إلى أن الأغشية الداخلية تكون على هيئة قنوات مرئية كهيون الشبكة ويسمى الجسم الغشائي الأولى apoplast lamellar .

ملحوظة : يوجد الجسم الغشائي الأولى في البروبلاستيدات للنباتات النامية في الضوء أيضاً . ولا تحتوى الإتيوبلاستيدات على البذيرات (الحبيبات) حيث أن الضوء يلزم وجوده لتخليق الكلوروفيل والأغشية . وبمجرد التعرض للضوء يختفى الجسم

الغشائي الأولى ويبدأ تخليق الكلوروفيل وكذلك تبدأ تكوين البذيرات - ونحن نعرف منذ وقت مضى أن وجود الكلوروفيل يكون ضرورياً لتكوين الأغشية وأن وجود أو عدم وجود الكاروتينويات ليس له تأثير ملحوظ على تكوين البلاستيدات الخضراء (50) ويمكن تتبع التغيرات المبدئية التي تحدث في أوراق النباتات ذات الشحوب الظلامى عند تعرضها للضوء وذلك بفحص أطراف الامتصاص لنسيج الورقة قبل وبعد التعرض للضوء (10) وشكل (١٢ - ١١) يوضح لنا أن البروتوكورفيليد protochlorophyllide الموجود في أوراق الذرة ذات الشحوب الظلامى يختزل إلى كلوروفيليد chlorophayllide وهو الأصل المباشر للكلوروفيل وذلك عند تعريض الأوراق للضوء .



شكل ١٢ - ١١ : طيف الامتصاص لأوراق الذرة ذات الشحوب الظلامى قبل وبعد تعرضها للضوء لمدة ثلاثون ثانية - ذروة الامتصاص قبل التعرض تكون على موجة طولها ٦٥٠ نانومتر وذلك بسبب وجود مركب [بروتوكوروفيليد - بروتين] أى هلو كروم Holochrome وعند الإضاءة فإن البروتوكورفيليد يختزل إلى كلوروفيليد .

From L. Bogorad, 1967, 'chloroplasts tructure and development. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., Harvesting the Sun-Photosynthesis in Plant Life. New York: Academic Press. Reprinted by permission.

ويعتقد بعض العلماء (59, 10) أن الاختزال الضوئى للبروتوكورفيليد يرتبط بحدوث التغيرات المورفولوجية المبكرة لتكوين النظام الغشائى .

ودلت أبحاث جاسمان وبوجورد Gassman & Bogorad (20, 19). على أن الضوء لا يلزم فقط لاختزال البروتوكورفيليد بل يزيد أيضاً من معدل تخليق حمض جاما - أمينو - ليفيولينيك (ALA) amino levulinic acid - وهو من أصول الكلوروفيل - ومن هذه الوجهة نبدى نحن هذه الملاحظات :

١ - إذا أمدت أوراق الشعير ذات الشحوب الظلامى بحمض (ALA) فإنها تنتج البروتوكولورفيلليد بمقدار عشرة أمثال ما تنتجه أوراق نباتات المقارنة العادية (و 26, 27) -
مما يدل على أن هناك ندرة أو قلة في كمية حمض (ALA) في أوراق الشحوب الظلامى .

٢ - إذا عوملت أوراق الفاصوليا الشاحبة ظلامياً بمثبطات تخليق البروتين مثل الكلورامفينيكول والبيورميسين chloramphenicol & puromycin قبل الإضاءة ، فإن كميات قليلة جداً من البروتوكولورفيلليد تتراكم في الأوراق بعد الإضاءة .

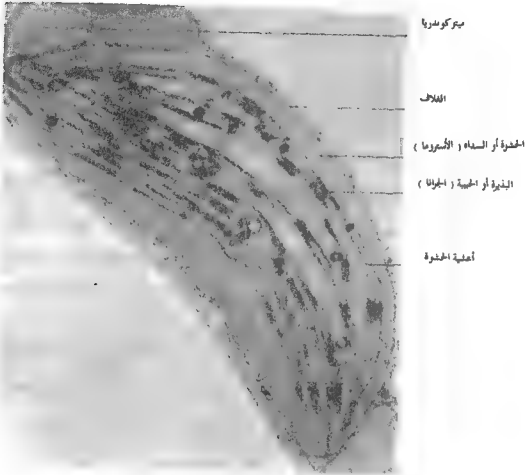
٣ - الأوراق الشاحبة ظلامياً والمعاملة بمثبطان تخليق البروتين السابق ذكرها - إذا عوملت بحمض (ALA) فإن هذا الحمض يتغلب جزئياً على أثر مثبطات البروتين - وتدل هذه الملاحظات على حدوث عمليات تخليق لبروتين خاص ربما يكون إنزيمياً خاصاً بتخليق حمض (ALA) - ويحتاج تخليقه إلى توفر الضوء .

أحماض دى اوكسى ريبونوكليك والريبونوكليك

الخاصة بالكولوروبلاستيدات Chloroplast DNA and RNA

أصبح من الواضح في السنوات الحديثة أن البلاستيدات الخضراء تملك نظاماً وشفرة وراثية خاصة لبناء البروتين . ومن المعروف أن أحماض البلاستيدات الخضراء النووية (DNA & RNA) لها تسلسل قواعد base sequence يختلف عن نظام تسلسل القواعد الخاصة بالأحماض النووية الموجودة في النواة Nuclear DNA & RNA ويبدو أن الأحماض النووية الخاصة بالبلاستيدات الخضراء تملك شفرة خاصة بتخليق بعض أنواع البروتين البلاستيدات الخضراء ولكن ليس كل أنواعه .

ولقد وجد أن حمض دى اوكسى ريبونوكليك الدائرى Circular DNA في البلاستيدات الخضراء يكرر نفسه replicate داخل البلاستيدات قبل انقسامها - ولم يعزل فقط حمض الريبونوكليك للبلاستيدات الخضراء (40) بل تم كذلك رؤية الريبوزومات بواسطة الميكروسكوب الإلكتروني (30) - ويوضح شكل (١٢ - ١٢) صورة مجهرية بالميكروسكوب الإلكتروني لبلاستيدة خضراء في أوراق البرسيم الحجازى - ويظهر بها الريبوزومات .



شكل ١٢ - ١٢ : صورة مجهرية بالميكروسكوب الإلكتروني في (قوة التكبير $17,400 \times$ مرة)
للبلاستيدات الخضراء من ورقة نبات الرسم الحجازي (*Medicago sativa*)

Courtesy of R. Rufner, Massachusetts Agricultural Experiment Station, University of Massachusetts.

وحيث أن البلاستيدات الخضراء تحتوى على أحماض نووية DNA & RNA خاصة بها ولها صفة التكاثر - فنحن نميل إلى الرأى القائل أنها عضيات لها صفة شبه الاستقلال أو مستقلة جزئياً - ويجدر أن نشير أن البلاستيدات الخضراء تحتوى على إنزيم بلمرة حمض الريبونوكليك RNA polymerase (10) ولها المقدرة على إدخال الأحماض الأمينية في بناء البروتين (45) ونشير هنا أنه قد وجد أن إضاءة نباتات الفاصوليا الشاحبة ظلامياً ترتب عليه زيادة محتوى البلاستيدات الخضراء من البروتين إلى الضعف وذلك في خلال ٤٨ ساعة من الإضاءة (25) . وعلى أى حال فلقد وجد كيرك (32) أن العديد من بروتينات البلاستيدات الخضراء يخضع لسيطرة وشفرة حمض دى اوكسى ريبونوكليك

النوى Nuclear DNA وهكذا فإنها ليست عضيات مستقلة بالكامل عن الخلية ولا تعيش البلاستيدات الخضراء المعزولة في مزارع الأنسجة لأنها تحتاج إلى العديد من أنواع البروتين يمدها بها السيتوبلازم .

الأسئلة

- ١٢ - ١ ما هي المكونات الكيميائية الأساسية المكونة لجزيء الكلوروفيل ؟ أين يحدث تمثيل الكلوروفيل في الخلية النباتية ؟
- ١٢ - ٢ ارسم واكتب الأجزاء على الرسم للمركبات الأساسية لليكويين . إلى أي مجموعة صبغية ينتمي إليها اليكويين ؟ هل يوجد اليكويين في الفجوة الخلوية أو بلاستيدات خلايا النمرة العنية للطماطم ؟
- ١٢ - ٣ ما أهمية حلقات ألفا وبيتا أيونون الموجودة في صبغات الكاروتينيدات ؟
- ١٢ - ٤ أذكر دورين محتملين للكاروتينيدات في النباتات .
- ١٢ - ٥ ما هي الوظيفة الرئيسية لليكويين ؟
- ١٢ - ٦ ما هو الفعل الطيفي والأمصاص الطيفي ؟ كيف تعمل في فسيولوجيا النبات ؟
- ١٢ - ٧ كيف يتناسب تنظيم الأغشية للبلاستيدة الخضراء مع وظيفته ؟
- ١٢ - ٨ اشرح معنى الاصطلاحين : البلاستيدة الشاحبة etioplast والأجسام الغشائية الأولية prolamellar body .
- ١٢ - ٩ أذكر التغيرات التي تصاحب تعريض النباتات الشاحبة اليخضور للإضاءة .
- ١٢ - ١٠ أذكر الملاحظات أو الحقائق التي ترجح أن البلاستيدات الخضراء قد نشأت من الكائنات الأولية . هل من الملائم أن يكون ذلك إحدى مشكلات فسيولوجيا النبات لدرجة أن العلماء يهتمون بالبحث عن أصل البلاستيدات الخضراء ؟ لماذا أو لماذا لا ؟

قراءات مقترحة

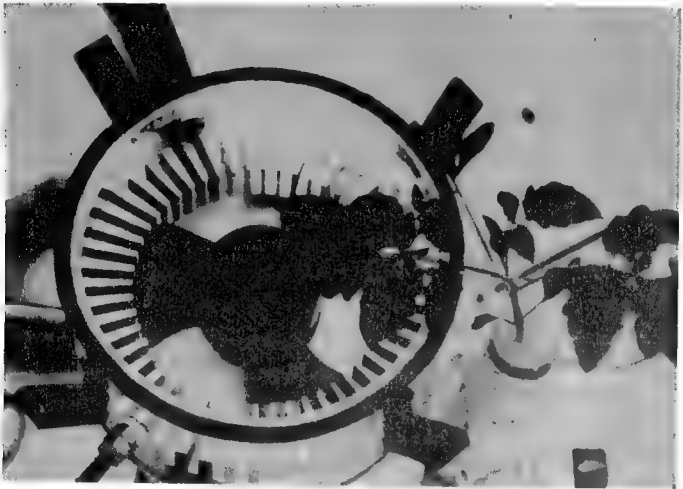
- Bailey, J.L., J.P. Thornber, and A.G. Shyborn. 1966. The chemical nature of chloroplast lamellae. In T.W. Goodwin, ed., *Biochemistry of Chloroplasts*. New York: Academic Press.
- Barber, J. 1982. Influence of surface charges on thylakoid structure and function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:261-295.
- Boasson, R., W.M. Laetsch, and I. Price. 1972. The etioplast-chloroplast transformation in tobacco: correlation of ultrastructure, replication and chlorophyll synthesis. *Am. J. Bot.* 59:217-223.
- Ellis, J. 1981. Chloroplast proteins: synthesis, transport and assembly. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:111-137.
- Haupt, W. 1982. Light-mediated movement of chloroplasts. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:205-233.
- Heber, U., and H.W. Heldt. 1981. The chloroplast envelope: structure, function, and role in leaf metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:139-168.
- Kirk, J.T.O., and R.A.E. Tilney-Bassett. 1978. *The Plastids: Their Chemistry, Structure, Growth and Inheritance*. New York: Elsevier North-Holland.
- Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.
- Newcomb, E.H. 1967. Fine Structure of protein-storing plastids in bean root tips. *J. Cell Biol.* 33:143-163.
- Park, R.B. 1976. The Chloroplast. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry* 3rd ed. New York: Academic Press.
- Possingham, J.V. 1980. Plastid replication and development in the life cycle of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:113-129.
- Raven, P.H., R.F. Evert, and H. Curtis. 1981. *Biology of Plants*, 3rd ed. New York: Worth.

الفصل الثالث عشر



انتقال الإلكترون وتفاعلات الفسفرة في التمثيل الضوئي

Electron Transport and Phosphorylation Reactions of Photosynthesis



[صورة لأوراق نبات الطماطم وقد وضعت في غرفة ورقية (leaf chamber) تسعمل لقياس امتصاص CO_2 والتمثيل الضوئي]

R.N. Artco, The Pennsylvania State University.

مقدمة من :



تسبب الطاقة الضوئية المتتصة بجزء الكلوروفيل إعادة ترتيب التركيب الإلكتروني له ويكون نتيجة ذلك تكوين جزيء كلوروفيل ذى تناسق غير ثابت بدرجة كبيرة ويكون في حالة الإثارة (excited state) ويعود الكلوروفيل إلى حالته الأصلية الأولى وهي حالة الخمود (ground state) في زمن مقداره 10^{-9} من الثانية أو أقل . وتسمى هذه العملية بالإثارة الكيموضوئية في البلاستيدات الخضراء (photochemical excitation in chloroplasts) وهي المسؤولة مباشرة عن أكسدة الماء ضوئياً (photooxidation of water) وكذلك مسؤولة عن اختزال المرافق الإنزيمى $NADP^+$ Nicotineamide adenine dinucleotide phosphate

« ويسمى الاختزال الضوئي » "photoreduction" - وكذلك مسؤولة (أى الإثارة الكيموضوئية) عن فسفرة مركب ADP adenosine diphosphate إلى ATP

Adenosine triphosphate [وتسمى الفسفرة الضوئية photophosphorylation] .

وهذه التأثيرات المرتبطة بالتفاعلات الكيموضوئية (تفاعلات الضوء) تشكل في الواقع مظهراً فريداً من مظاهر التمثيل الضوئي وتشكل المصدر الأساسي لكل صور الطاقة الكيموحيوية Biochemical energy

وبعد تكوين جزيئات ATP NADPH يستغلا في تفاعلات تثبيت CO_2 والتي تسمى في العادة بتفاعلات الظلام Dark reactions للتمثيل الضوئي . وفي أغلب أو العديد من النباتات يثبت CO_2 باتحاده مع سكر الريبيلوز ١ ، ٥ ثنائي الفوسفات ribulose- 1,5- diphosphate ليعطي حمض - ٣ - فسفوجليسريك 3- phosphoglyceric acid والخطوات التالية تسمى دورة كالفن - وبenson Calvin- وتشمل تحويل حمض - ٣ - فسفوجليسريك إلى السكريات المفسفرة - وفي بعض النباتات الأخرى والتي تسمى النباتات رباعية الكربون (C_4) - وكذلك النباتات ذات الأنسجة المتشعبة اللحمية والتي يحدث فيها ما يسمى بأبيض الحمض الشحمي Crassulacean acid metabolism [CAM] فإن CO_2 في هذين النوعين من النباتات يتفاعل مع فسفوالينول حمض البيروفيك phosphoenolpyruvic acid ليكون مركباً رباعى الكربون (ستناقش فيما بعد) .

ومن الجدير بالذكر أن استغلال هذه المنتجات كمكونات هندسية بنائية للمكونات الأخرى في النبات كمصدر للطاقة يشكل بحق إحدى المظاهر الخلابة لعلم فسيولوجيا

النبات والتي لم يتضح تفاصيلها الرئيسية إلا حديثاً - وسنبداً بإلقاء نظرة على تاريخ عملية التمثيل الضوئي .

تاريخ عملية التمثيل الضوئي History

بالرغم من أن عملية التمثيل الضوئي ذات أهمية مطلقة للحياة - إلا أنها لاقت اهتماماً قليلاً قبل القرن الثامن عشر - ومن المعروف أن الزراعة قد بدأت قبل ذلك بنحو عشر آلاف عام . وكتبت مناقشات تخص إنتاج المحاصيل قبل ألفين عام (22) ولقد اعتقد الإغريق أن النباتات تحصل على غذائها من التربة مباشرة ، والتربة هي التي تقوم بتحويل المخلفات الحيوانية والنباتية إلى صورة قابلة للامتصاص بجذور النباتات ، ولقد أدت زيادة إنتاج المحاصيل كنتيجة لإضافة المواد الحيوانية والنباتية إلى التربة إلى دعم هذه النظرية والتي ظلت دون منازع حتى القرن الثامن عشر . وفي عام ١٦٠٠ قام العالم فان هلمونت Van Helmont بتجربة بسيطة لكنها مهمة ، فلقد غرس بادرة صفصاف (willow) وزنها ٢ كجم في وعاء وزنه بدقة وتركها لتنمو خمس سنوات ، وفي أثنائها أمد العالم نبات الصفصاف بماء المطر فقط - وفي نهاية المدة كان وزن نبات الصفصاف ٧٥ كجم - وفقدت التربة عدداً قليلاً من الجرامات فقط - واستنتج فان هلمونت أن الماء هو الذي يمد النبات بمادة النمو التي تسبب زيادة وزنه - ونحن نعلم الآن أن هذه الجرامات القليلة المأخوذة من التربة ذات أهمية حيوية وضرورية للنمو - ونعلم الآن أن الماء لا يساهم بدرجة كبيرة في كتلة (وزن) شجرة الصفصاف .

وفي عام ١٦٩٩ م قال وودوارد Woodward أن النباتات تحتاج إلى مواد أخرى غير الماء - ولقد توصل إلى هذه النتيجة بعد أن غمى عسالج (أغصان) النعناع (mint) في عينات مختلفة من المياه مثل ماء المطر ، ماء النهر وماء الصرف الخاص بحديقة هايدبارك Hyde park ووصل إلى الخلاصة الآتية :

[إن النباتات الخضراء لا تتكون من الماء ولكن من مواد أرضية خاصة محددة (certain peculiar terrestrial matter) وتوجد كميات وافرة من هذه المادة الأرضية في ماء المطر والعيون والنهر وكذلك ماء الصرف ، وأن السوائل التي تصعد إلى أعلى داخل النبات لا تستقر داخل النبات ولكن تمر من خلال الثقوب وتنبخر في الجو ، وأن جزءاً كبيراً من هذا المادة الأرضية والتي تختلط بالماء تمر خلال النبات ، ويضعف أو يقوى النبات تبعاً لنسبة هذه المادة الأرضية في الماء . لذا نستنتج أن

الأرض وليس الماء هي التي تكون كتلة النباتات الخضراء *

ولم تكن كيمياء CO_2 معروفة حتى هذا الوقت لذلك لم يعرف دوره في نمو النباتات ، ومن الغريب أن في هذه الفترة وجه قدر ضعيل من الاهتمام إلى دور الضوء في نمو النباتات ، ولقد كتب العالم هالز (Hales) في عام ١٧٢٧ م والذي يشار إليه على أنه أبو فسيولوجيا النبات [father of plant physiology] كتب يقول أن النباتات على الأرجح تسحب جزءاً من تغذيتها من الهواء الجوي خلال أوراقها وربما يكون هذا الجزء ليس ضوءاً - وهذا الجزء (المادة) يدخل بحرية من خلال الأوراق والأزهار حيث يساهم بصفة أساسية في نمو النباتات الخضراء ، بعد ذلك اقتصت دراسات بريستلي (Priestley) . في عام ١٧٧٢ م عن التبادل الغازي لعملية التمثيل الضوئي ولقد كتب بريستلي يقول [إن الفأر لا يستطيع العيش في الجو الملوث نتيجة احتراق الشمعة] ولاحظ بريستلي أن وضع نبات النعناع في نفس الحيز (الجو) الذي احترقت فيه الشمعة - يصير الهواء نقياً غير ملوث ويستطيع أن يعيش فيه الفأر - ولاحظ كذلك أن نبات النعناع ترعرع في هذا الجو الذي اعتقد بريستلي أنه ملوث نتيجة لاحتراق الشمعة .

وعلى الرغم من أن بريستلي لم يستطيع تمييز أو فهم الاختلاف بين النباتات والحيوانات في التبادل الغازي إلا أنه استخلص الآتي :

[إن النباتات لا تؤثر على الهواء بنفس طريقة تأثير تنفس الحيوان - بل فعكس أثر تنفس الحيوان وتحفظ الهواء لطيفاً وصحياً عندما يصير مؤذياً نتيجة لتنفس الحيوان وهو حي أو عندما يتحلل ويتعفن وهو ميت] .

ولم يستطع بريستلي أن يميز دور كل من الضوء أو (CO_2) في عملية التمثيل الضوئي .

وكتب العالم (انجينهوز Ingenhousz ١٧٧٩ م) وكان معاصراً لبريستلي - يقول : إن النباتات تنقي الجو أو الهواء وذلك في وجود الضوء فقط وقال أن الأجزاء الخضراء فقط هي التي تنتج العامل المنقي purifying agent بينما الأجزاء الغير خضراء تلوث الهواء - وهكذا فهم هذا العالم وميز مشاركة كل من الكلوروفيل والضوء في عملية التمثيل الضوئي . وعلى الرغم من أن بريستلي قد غازلته فكرة امتصاص واستغلال CO_2

* This and the following two quotations are form W. Loomis, 1960. Historical introduction. In W. Ruhland, ed., Encyclopedia of Plant Physiology 5, Part I : 85-114. Berlin : Springer.

عندما لاحظ أن النباتات تنمو بطريقة مذهشة في الهواء الفاسد المتعفن الذى مات فيه الفأر وحدث له تحلل أو تعفن جزئى - ولكن للأسف لم يستطع تمييز أن CO_2 كان المسئول عن ترعرع النباتات .

وجاء سينيبيير Senebier في عام ١٧٨٢ م - حتى عام ١٧٨٨ م) حيث أثبت أهمية CO_2 (الذى سمي الهواء المثبت) وفهم هذا العالم إن إنتاج O_2 في النباتات يعتمد على وجود CO_2 . وظل الأمر كذلك حتى جاء (لافوازييه Lavoisier) ودرس التركيب الكيميائى لثانى أكسيد الكربون ، وفي عام ١٧٩٦ م ، وبناءً عليه اقترح (انجينهوز Ingenhousz) إن هذا المركب (CO_2) مصدر مهم للكربون في النبات .

في عام ١٨٠٤ م نشر دى سواسير De Saussure (11) أبحاثاً إذا اطلع عليها الإنسان من الممكن أن يتتبع تاريخ معظم العمليات الفسيولوجية في النباتات - ويتفق دى سواسير مع انجينهوز على أن هناك نوعان من التبادل الغازى أحدهما يحدث في الضوء والآخر في الظلام - وإن الأجزاء الخضراء هي التي تمتص CO_2 وتطلق O_2 في الضوء - وكذلك فهم دى سواسير إلى درجة محدودة مشاركة الماء في عملية التمثيل الضوئى . وكان تقرير Mayer في عام ١٩٤٢ م عن قانون اختزان الطاقة خطوة عملاقة لتوضيح انتقال الطاقة في التمثيل الضوئى - وقال ماير أن المصدر النهائى للطاقة المستخدمة في كل من النبات والحيوان هي الشمس وإن الطاقة الضوئية عندما تمتص في النباتات تتحول إلى طاقة كيميائية عن طريق التمثيل الضوئى .

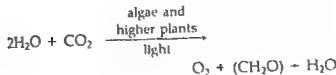
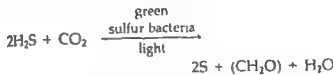
وعلى الرغم من المجهودات الجبارة التي بذلها هؤلاء الرجال اللامعون فقد ظلت عملية التمثيل الضوئى غامضة حتى عام ١٩٠٥ م عندما ادّعى العالم الفسيولوجى (بلاكان Blackman) الأوساط العلمية العالمية بالأدلة التي تبين أن عملية التمثيل الضوئى ليست تفاعل كيميائى فقط photochemical reaction بل تشمل تفاعل كيميائى أيضاً biochemical reaction - ونحن نعلم الآن أن التفاعلات الكيمووضوئية أو تفاعلات الضوء تكون سريعة للغاية ويلزمها الطاقة الضوئية وعلى النقيض منها فإن التفاعلات الكيموحيوية أو تفاعلات الظلام (تثبيت CO_2) تسير بمعدل بطيء نسبياً وهي تحدث في الضوء أو الظلام - لذا فمن المستحسن أن نسميها تفاعلات تثبيت CO_2 : Carbon dioxide fixation reactions وعلى الرغم من أن مساهمات بلاكان العلمية كانت متميزة في ذلك العصر لكن المعلومات عن طبيعة تفاعلات الضوء والظلام كانت قليلة - وظلت كذلك بعد زمن بلاكان لمدة اثنين وثلاثين عاماً - حتى توفرت بعض المعلومات الموثوقة عن طبيعة تفاعلات الضوء .

وفي عام ١٩٣٧ م أقام العالم هل Hill (عالم انجليزي للكيمياء الحيوية) الدليل على أن الكلوروبلاستيدات المعزولة والمعرضة للضوء والمتوفر لها الماء ومستقبل مناسب للهيدروجين - لها المقدرة على إخراج أو انبعاث غاز O_2 وذلك في غياب CO_2 (16) وترجع أهمية تجارب هل إلى أنها امدتنا بالدليل على أن تصاعد غاز O_2 يكون نتيجة للتفاعلات الكيموضوئية - كذلك أشارت هذه التجارب إلى أهمية تفاعلات - الأكسدة والاختزال في التمثيل الضوئي (الأخسدة) Oxidation-reduction reactions (redox) ونحن نعلم الآن أن مصدر O_2 المنبعث في التمثيل الضوئي هو الماء وليس CO_2 .

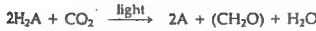
أصل (منشأ) الأوكسيجين في التمثيل الضوئي

Origin of Oxygen in Photosynthesis

أظهرت الدراسات الكيموحيوية المقارنة والتي قام بها العالم فان نيل Van Niel (32) بعض الخطوات الميدئية التي تفودنا إلى التصور أو الرأى الحديث في التمثيل الضوئي ولقد أوضح فان نيل أن اختزال CO_2 بالبكتريا التي تقوم بعملية التمثيل الضوئي يحتاج في نفس الوقت إلى أكسدة مادة مانحة للهيدروجين substrate hydrogen donor يكون مصدرها بيئة النمو growth medium - ولاحظ فان نيل أيضاً أن تمثيل CO_2 في هذه البكتريا لا يصاحبه انطلاق O_2 ويتوقف تمثيل (CO_2) عند استهلاك المادة المانحة للهيدروجين وتوجد العديد من المواد المانحة للهيدروجين التي تستعمل بالأنواع المختلفة من البكتريا الممثلة ضوئياً - وبعض هذه المواد تكون عضوية مثل الكحولات البسيطة والأحماض العضوية - وبعضها يكون غير عضوياً مثل كبريتيد الهيدروجين hydrogen sulfide والثيو كبريتات thiosulfate - والهيدروجين الجزيئي . ويحتاج تمثيل CO_2 في بكتريا الكبريت الخضراء إلى وجود كبريتيد الهيدروجين (H_2S) كـمصدر للهيدروجين وأحد منتجات هذا التفاعل هو إنتاج الكبريت الجزيئي . وبالمقارنة فإن التمثيل الضوئي في الطحالب والنباتات الراقية يحتاج إلى الماء كـمصدر للهيدروجين - ويكون O_2 الجزيئي هو أحد منتجات هذه العملية - وتمثل المعادلتان التاليتان نوعين من التمثيل الضوئي :



ولقد شجع التشابه الواضح بين التمثيل الضوئي في كل من البكتريا والنباتات الزاكية اقتراح صيغة عامة للتمثيل الضوئي .



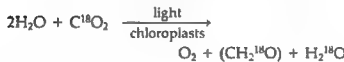
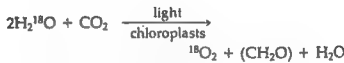
وتوجد عدة نقاط (عدة) مهمة في ملاحظات فان نيل على التمثيل الضوئي (33) هي :

١ - يكون مصدر O_2 المنبعث (المتصاعد) في التمثيل الضوئي هو الماء وليس CO_2 .

٢ - لا يعتمد تمثيل CO_2 الفعلي على الضوء [المقصود تثبيت CO_2 أى تفاعلات الظلام] .

وتكون وظيفة التفاعلات الكيموضوئية هو إمداد الطاقة اللازمة لنقل الهيدروجين اللازم للخطوات الاختزالية في تمثيل CO_2 .

ولقد أيدت وعضدت الدراسات التي تمت باستخدام النظائر isotopes أن الماء هو المصدر الوحيد للأوكسيجين المنبعث (المتصاعد) في عملية التمثيل الضوئي وذلك باستخدام الأوكسيجين الثقيل ^{18}O فمثلاً إذا أنجزت العملية في وجود $H_2^{18}O$ فإن الأوكسيجين المتصاعد يكون من النوع الثقيل (^{18}O) - أما إذا أنجزت العملية في وجود الماء العادي $C^{18}O_2$ ، H_2O فإن الأوكسيجين المنبعث يكون من النوع العادي .



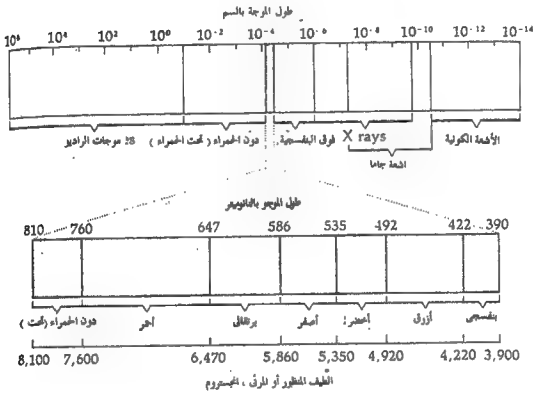
وأعطى تفاعل هل دعماً لذلك - فلقد برهن هذا التفاعل على أن البلاستيدات الخضراء المعزولة يمكنها بعث أو تصاعد O_2 بشرط أن تمد بالضوء ، الماء ، المستقبل الملائم للهيدروجين أى أن وجود الماء وغياب CO_2 يعطى دليلاً قوياً على أن الماء هو المصدر الوحيد للأوكسيجين المتصاعد أو المنبعث في التمثيل الضوئي ومن المناقشة السابقة فإنه يمكن القول بثقة معقولة أن الماء يمد عملية التمثيل الضوئي بالهيدروجين اللازم للخطوات الاختزالية لتمثيل CO_2 .

طبيعة الضوء Nature of Light

في حوالى منتصف القرن السابع عشر اعتقد العلماء أن الضوء يتكون من تيار من الدقائق الصغيرة أو الجسيمات الدقيقة تصدر أو تبعث من مصدر الضوء مثل الشمس أو الشمعة - وهذه الجسيمات الصغيرة تخترق المواد الشفافة وتنعكس من على أسطح المواد المعتمة أو الغير شفافة - وأطلق على هذا التفسير لطبيعة الضوء والذي لاقى قبولاً عاماً « نظرية الجسيمات أو الرقائق corpuscular theory ». وفي عام ١٦٧٠ م أوضح العالم هيوجنس Huygens - إن قوانين الانعكاس والانكسار الخاصة بالضوء يمكن فهمها وتفسيرها بطريقة أحسن على أساس النظرية الموجية wave theory لطبيعة الضوء بالمقارنة بنظرية الجسيمات أو الرقائق - وعلى أى حال فإن النظرية الموجية لم تلاقى قبولاً عاماً بمجرد ظهورها وظلت كذلك حتى أوضح العالمان فريزنل ويونج Fresnel & Young عام ١٨٢٧ م أن النظرية الجسيمية غير كافية لتفسير طبيعة الضوء - كما أن ماكسويل Maxwell أوضح أن الدائرة الكهربائية المتذبذبة تشع موجات كهرومغناطيسية electromagnetic waves وكانت سرعة انتشار propagation هذه الموجات هي 3×10^{10} سم/ ثانية وهذه السرعة velocity تكون قريبة جداً بدرجة واضحة من سرعة الضوء - وأصبح الاعتقاد قوياً على احتمال وجود الضوء على هيئة موجات كهرومغناطيسية ذات أطوال قصيرة جداً - وبذلك قاربت مشكلة فهم طبيعة الضوء على أن تحمل - إلا أنه توجد ملاحظة محيرة تتناقض مع النظرية الموجية للضوء وهي ظاهرة الانبعاث الكهروضوئى photoelectric emission وهي ظاهرة انبعاث أو قذف الإلكترونات من موصل conductor عند سقوط الضوء على سطحه - ولقد وجد أن أى تغير فى أطوال الموجات الضوئية الساقطة على الموصل يؤدي إلى حدوث تغير طفيف فى الطاقة الحركية للإلكترونات الكهروضوئية المنبعثة photoelectric kinetic energy ولكن إذا ظلت الموجات الضوئية ثابتة الطول فإن الطاقة الحركية تظل ثابتة أيضاً - وظاهرة الانبعاث الكهروضوئى تحدث بغض النظر عن شدة (كثافة) الضوء الساقط . light intensity

وتوجد كذلك علاقة طردية بين عدد الإلكترونات وشدة الإشعاع الضوئى - ولقد تقدم أينشتاين Einastein (12) باقتراح مؤده أن الطاقة الموجودة فى شعاع ضوئى ما light beam تتركز على هيئة دقائق صغيرة تسمى فوتونات photoness [الفوتون هو وحدة الطاقة وتساوى الكم quantum ويعتبر الفوتون حزمة أو رزمة من الإشعاع الكهرومغناطيسى] - بدلاً من أن تتوزع أو تنتشت فى الفضاء فى المجالات

الكهرومغناطيسية . ولما قام أينشتين بتقييم الإشعاع الكهرومغناطيسي كمياً - اعتبر العلماء الفوتون نوعاً من الرقائق type of particles - وبذلك أعطيت نظرية الدقائق أو الجسيمات دعماً - وعلى العموم حيث أن الفوتون له تردد frequency وان طاقة الفوتون تتناسب طردياً مع تردده - وبهذا أعطيت النظرية الموجية بعض الدعم أيضاً - لذا حتى تفهم طبيعة الضوء يجب الأخذ في الاعتبار خواص الضوء المزدوجة من الموجات والدقائق . dual wave-particles characteristics وتكون أطوال الموجات الضوئية التي تؤثر على نمو النبات منحصرة بين $0.00003 - 0.00009$ سم (لاحظ شكل ١٣ - ١) ويعتبر من أطوال الموجات الضوئية بوحدة صغيرة (nm) أى نانومتر وهو يساوى 10^{-9} من المتر أو 10^{-10} من السنتيمتر .



شكل ١٣ - ١ : الطيف الكهرومغناطيسي

وتعتمد طاقة الكوانتم quantum energy على طول الموجة الضوئية - أى كلما قصر طول الموجة الضوئية زادت طاقة الكوانتم - كما هو موضح في قانون بلانك planck's law وهو :

$$q \text{ (quantum)} = h\nu = \frac{hc}{\lambda}$$

حيث h = ثابت بلانك (6.624×10^{-27} - أرج/ثانية)

ν = تردد الموجات الضوئية في الثانية

c = سرعة الضوء (2.998×10^{10} سم/ثانية)

λ = طول الموجة الضوئية بالسنتيمتر .

وعندما يمتص جزئ الكلوروفيل فوتونا (كوانتم) ضوئياً فإن الجزئ يثار - أى يرتفع مستوى طاقته - ويجب أن نعرف أن ليست كل فوتونات الضوء قادرة على إثارة الكلوروفيل أى رفع مستوى طاقته - أى بمعنى آخر يجب أن يمتص الضوء أولاً ثم يجب أن يحتوى الكوانتم الضوئى على كمية كافية من الطاقة حتى يستطيع أن يقوم بوظيفته - وطبقاً لقانون أينشتين الخاص بالمكافئ الكهروضوئى photochemical equivalence ، فإن الكوانتم الواحد يثير جزئ واحد أو ذرة واحدة ، أى أن الكوانتم الضوئى الواحد بصرف النظر عن مستوى طاقته يثير أو ينشط جزيئاً واحداً فقط ، وعادة يؤخذ فى الاعتبار طاقة الكم للمول mole (الوزن الجزيئى الجرامى) بدلاً من الجزئ الواحد - لذا فإننا نحتاج إلى عدد من الكوانتات يساوى رقم أفوجادرو Avagadro number وهو يساوى 6.02×10^{23} - لإثارة مولاً واحداً من المادة . ويمكن القول أن مول واحد من الكوانتات يساوى واحداً أينشتين - ويعرف المول الواحد من الكوانتات بالمكافئ الكيموضوئى photochemical equivalent ويمكن حساب طاقته (E) كالآتى :

$$E = Nh\nu$$

ولذا عوضنا عن ν بـ c/λ ، فتكون المعادلة كالآتى :

$$E = \frac{Nhc}{\lambda}$$

$$E = \frac{(6.02 \times 10^{23})(6.624 \times 10^{-27})(2.998 \times 10^{10})}{\lambda}$$

erg/mole

$$E = \frac{1.197 \times 10^8}{\lambda} \text{ erg/mole}$$

وإذا حولنا الأرج إلى سعرات (كالورى) حيث أن الأرج = 0.239×10^{-7} كالورى/مول
 كالورى فتكون طاقة المكافئ الكهروضوئى = $\frac{2.86}{\text{طول الموجة الضوئية}}$

وإذا عبرنا عن طول الموجة بالانجستروم بدلاً من السنتيمتر فتكون طاقة المكافئ الكهروضوئى = $\frac{2.86 \times 10^8}{\text{طول الموجة}}$

وبذلك نحصل على طاقة المكافئ الكهروضوئى بالكالورات لكل مول لأى موجة من موجات الضوء ونضرب أمثلة :

الموجة التى طولها ٤٠٠ نانومتر فإن طاقة المكافئ = ٧١,٥٠٠ كالورى/مول
 الموجة التى طولها ٥٠٠ نانومتر فإن طاقة المكافئ = ٥٧,٢٠٠ كالورى/مول
 الموجة التى طولها ٦٠٠ نانومتر فإن طاقة المكافئ = ٤٧,٦٦٧ كالورى/مول
 وبهذه الطريقة فإننا يمكن أن نعرف كمية الطاقة المحتصة لموجات الضوء المختلفة .

الشقوق الحرة Free Radicals

الشقوق الحرة هى الذرات أو الجزيئات التى تحتوى على اليكترونا مفرداً دون شريك (غير مزدوج) - وينتج هذا الإليكترون فى تفاعلات تكسير الروابط المتأثلة (homolytic reactions) . وفى مثل هذه التفاعلات المتأثلة لفك الروابط فإن أزواج الإليكترونات electron pairs تنقسم ويذهب كل اليكترون إلى نواته - وإذا احتوى الشق الحر على اليكتروناً مفرداً واحداً فيسمى فى هذه الحالة وحيد الشق monoradical - أما إذا احتوى الشق الحر على اثنين من الإليكترونات المفردة (الغير مزدوجة) فيسمى الشق الحر بأنه ثنائى الشق biradical - ويمكن إثبات وجود الشق الحر الثنائى وذلك بإضاءة الإيثيلين ethylene - وللعلم فإن الشق الحر الثنائى يوجد فى العادة عندما تفك الرابطة المزدوجة بين ذرتى كربون إلى رابطة فردية



وتزدوج الإليكترونات لأن المنزلة أو المقام أو المستوى الواحد من الطاقة لا يستطيع أن يحتله أكثر من اثنين من الإليكترونات ومن المعروف كذلك - لا بد أن يدور spin هذين الإليكترونين المتزاوجين حول محوريهما فى اتجاه معاكس أو متضاد لبعضهما وهو ما يعرف بالحركة الزاوية (angular momentum) أو مبدأ الطرد لبولى (pauli exclusion principle)

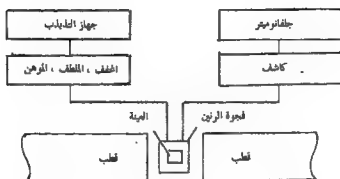
ولقد لوحظ أن للإليكترون عزم مغناطيسى ذاتى (intrinsic magnetic moment) ، ويمكن أن يصور الإليكترون (على هيئة جسم دوار له شحنة وله مجال مغناطيسى ،

وكل الإلكترونات لها دورة ذاتية *intrinsic spin* وتتميز برقم الكم ويكون مقدارها $\frac{1}{2}$ ، وإذا حددنا هذه الدورة مع علاقتها باتجاه المجال المغناطيسي فإن قيمة الدورة لإلكترون ما $= +\frac{1}{2}$ أو $-\frac{1}{2}$ - وتبعاً لمبدأ الطرد لباولي Paul's exclusion principle فإن الإلكترونين اللذين يحتلان نفس المدار الواحد (مستوى طاقة واحدة) لا بد أن يدورا في اتجاه متعاكس ومتضاد وبذلك يعادلان عزميهما المغناطيسين وبذلك تكون محصلة الدورة تساوى صفراً أى $+\frac{1}{2} - \frac{1}{2} = 0$ صفراً وكمثال تكون دورة الإلكترونين في ذرة الهليوم التى في حالة الحمود (ground state) في اتجاهين متعاكسين أو متضادين وبذلك تكون الدورة الكلية للذرة تساوى صفراً وتسمى هذه الحالة بالحالة الفردية (singlet state) لأن النورة الكلية لها قيمة واحدة (total spin) وتساوى صفراً وذلك لاتجاه محدد . أما في الشقوق الحرة (free radical) فإن دورة الإلكترون المفرد (الغير مزدوج) لا تعادل بدورة الإلكترون الشريك الآخر والتي تكون في عكس الاتجاه - لذا فإن دورة الإلكترون المفرد تكون إما $+\frac{1}{2}$ أو $-\frac{1}{2}$ - وفي الشقوق الحرة المزدوجة تكون الدورة $+1$ أو -1 .

وبما أن قيمة الدورة تكون فيها خلاف الصفر فإن الشقوق الحرة تسلك سلوك المواد الجنيب مغناطيسية (البارامغناطيسية) paramagnetic substances وهذه المواد البارامغناطيسية إذا جذبت بمغناطيس فإنها تبدى أو تظهر موضعاً موازياً للمجال المغناطيسى .

وكل هذه الخواص للشقوق الحرة تجعلها مفيدة للعمليات البيولوجية الضوئية (الضوء حيوية) photobiological processes وفي عام ١٩٤٥ م اكتشف العالم زافيسكى Zavoisky جهاز امتصاص رنين دورة الإلكترون electron spin resonance absorption (ESR) وباكتشاف هذا الجهاز ابتداءً في تطوير أجهزة قياس الأطياف الضوئية (spectrophotometer) لها المقدرة على اكتشاف وجود الإلكترونات المفردة unpaired electrons - ويوضح شكل (١٣-٢) أسس قياس امتصاص الرنين المغناطيسى magnetic resonance absorption measurements

وتتعلق ظاهرة رنين دورة الأليكترون (ESR) بالعزم الدائى المغناطيسى للإليكترون *intrinsic magnetic moment* الناشئ عن دورته حول نفسه - فعندما نضع اليكترونا مفردا بين قطبي مغناطيسى ، فإن هذا الإلكترون يولد مجاله المغناطيسى الدائى ويوجد نفسه أما مع أو ضد المجال المغناطيسى الخارجى ويترتب على ذلك اختلافاً جوهرياً في



شكل ١٣ - ٢ : أسس قياس امتصاص الرنين المغناطيسي

P.W. Selwood. 1956. Magnetochemistry. New York: Interscience Publishers. عن :

الطاقة بين هذين المجالين . وأصبح من الممكن أن نولد فروقاً في الطاقة بين المجالين المذكورين بضبط عزم أو قوة المجال المغناطيسي الخارجى فقط ويمكن فرق الطاقة من المعادلة الآتية :

$$\Delta E = h\nu = gBH$$

حيث ΔE = فروق الطاقة h = ثابت بلانك ν = التردد

B = ثابت يوهلر المغناطيسي Bohr magneton وهو يساوى 0.927×10^{-20} -

ارج/جوسى

H = قوة أو عزم المجال المغناطيسي بالجوسى gauss

والتفاعل بين العزم المغناطيسى للإلكترون والمجال المغناطيسى الخارجى يعبر عنه بـ g وتكون قيمته 2.0023 .

ويسبب التفاعل بين دورة الإلكترون والحركة الزاوية له يحدث انحراف القيمة السابقة قليلاً عن هذا الرقم .

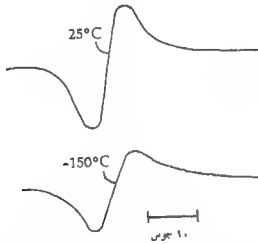
ولقد عملت دراسات وقياسات على (ESR) رنين دورة الإلكترون على العديد من المواد أو الخامات البيولوجية مثل الكلوروبلاستيدات المضادة وبروتينات الهيم والخلايا البكتيرية ونظم الأكسدة الاختزال ويوضح شكل (١٣ - ٣) . مثلاً لقياسات رنين دورة الإلكترون (ESR) على كلوروبلاستيدات السباغ الكاملة تحت ظروف الإضاءة ويلاحظ في هذا الشكل إن درجة الحرارة ليس لها تأثير يذكر على الاشارات التى أحدثها

الضوء photo-induced signals ، مما يدل على عدم مشاركة الانزيمات في هذه التفاعلات الضوئية .

امتصاص الكلوروفيل للضوء وانتقال الطاقة

Light Absorption by Chlorophyll and Transfer of Energy

لا تمتص كل جزيئات الصبغة الضوء أو تنشط كلها في آن واحد فقد تنتقل الطاقة الضوئية الممتصة من جزيء إلى آخر قبل أن تصل إلى مكان عملها فمثلاً قد تنتقل الطاقة الضوئية من كلوروفيل أ إلى جزيء آخر من كلوروفيل أ أو من كلوروفيل ب إلى كلوروفيل أ أو من الكاروتنويدات إلى كلوروفيل أ أو من النيكوبلين إلى كلوروفيل أ . (14)

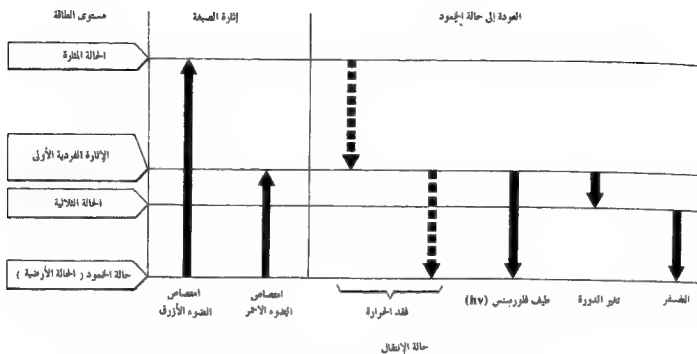


شكل ١٣ - ٣ : قياس (ESR) رنين دورة الإلكترون في البلاستيدات الخضراء السباح الكاملة على درجة ٠°٢٥ م وعلى درجة - ١٥٠° م .

عن : M. Calvin, 1959. The photochemical apparatus-its structure and function. Brookhaven Symp. Biol. 11 : 160.

وحتى تستطيع أن نفهم كيفية امتصاص الطاقة الضوئية وانتقالها من جزيء إلى آخر يجب الأخذ في الاعتبار حالات الإثارة للجزيئات (شكل ١٣ - ٤) .

ففي حالة الخمود ground state فإن أزواج الإلكترونات تدور في اتجاهين متعاكسين أو متضادين (مبدأ باولي للطرد pauli's exclusion principle وتكون الدورة الكلية تساوى الصفر - وعند امتصاص الصبغة لكوانتات الضوء الأزرق - فإنها ترفع



شكل (١٣ - ٤) : شكل يوضح امتصاص الضوء وما ينتج عنه من مستويات طاقة مختلفة نتيجة للتغيرات الإلكترونية - وعندما يعود الإلكترون إلى حالة الخمود (الحالة الأساسية) تكون عودته مصحوبة بتحرير الطاقة على هيئة حرارة أو ضوء (hv) .

طاقة الإلكترون إلى مستوى أعلى من الطاقة (حالة الإثارة الفردية singlet excitation state ، ويعود الإلكترون إلى حالة الخمود في حدود زمن قدره ١٠ - ٩ من الثانية . وبالمثل فإن امتصاص الصبغة للضوء الأحمر يرفع مستوى طاقة الإلكترون إلى حالة الإثارة الفردية ويعود أيضاً إلى حالة الخمود في زمن قدره ١٠ - ٩ من الثانية - ويحدث أن تمتص الصبغة كوانتاً ضوئياً آخر بعد الكوانتم الأول فترتفع طاقة الإلكترون إلى حالة الإثارة الثانية (Second excited state) ويعود الجزء إلى حالة الإثارة الأولى First excited state (أى الحالة الفردية singlet state) أو يعود إلى حالة الخمود ground state من خلال (أو عن طريق) حالات انتقالية transition state ، والطاقة الممتصة في حالتى الضوء الأحمر والأزرق لا تختفى بل تظهر في صورة إشعاع (radiation) أو وميض الصور الأخرى .

وهكذا فيعود الإلكترون من حالة الإثارة الفردية إلى حالة الخمود فإن الطاقة الضوئية الممتصة سابقاً تُفقد على هيئة طاقة إشعاعية radiation energy وتعرف هذه الظاهرة بظاهرة اللصق أو القية (فلورسنس) fluorescence وتحدث مباشرة بعد

تعريض المركب للضوء (مثلاً إذا سلط الضوء على محلول الكلوروفيل في أنابيب الاختبار الزجاجية - فإنه يشع ضوءاً لاصقاً أحمر (red fluorescent light) - وكما هو متوقع فإن لصق الكلوروفيل لا يعتمد على درجة الحرارة (لأنه تفاعل كيموضوي) .

ويحدث في بعض الأحيان أن يعكس الإلكترون المسار في حالة الإثارة الفردية (singlet state) مداره أى اتجاه دورته (spin reverse) وبما أن أزواج الإلكترونات لا يمكن أن تكون موجودة في مستوى واحد من الطاقة مع وجود دورتيهما المتوازيتين - parallel spin وعلى هذا الأساس فإن الإلكترون المثار لا يستطيع العودة إلى رفيقه Companion ويقال لهذا الإلكترون في هذه الحالة أنه اصطيد trapped على هذا المستوى العالى من الطاقة وتسمى هذه الحالة بحالة الإثارة الثالثة triplet state وتكون مستوى طاقة حالة الإثارة الثالثة أقل من مستوى طاقة حالة الإثارة الفردية الأولى First excited singlet state وذلك لانتقال جزء يسير من الطاقة وفقدتها - ومن الممكن بعد ذلك أن يعدل الإلكترون اتجاه دورته إلى حالتها الأصلية وينتقل من حالة الإثارة الثالثة إلى حالة الخمود وتفقد الطاقة الزائدة على هيئة إشعاع وتسمى هذه الظاهرة بالتفسفر (phosphorescence) وهى ظاهرة لا تعتمد على درجة الحرارة كذلك (Temperature independend) وخلاصة القول أن الفرق بين اللصق والتفسفر هو في فترة الوقت اللازم لحدوثها بعد امتصاص الطاقة الضوئية (كوانتات) الكافية .

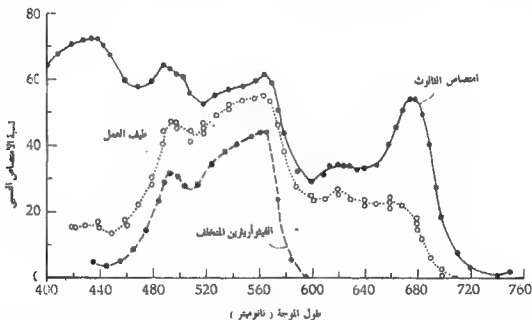
وحيث أن عمر - النصف half-time لمرحلة الإثارة الفردية يكون في حدود ١٠-٩ من الثانية وللمرحلة الثالثة يكون في حدود ١٠-٣ من الثانية أو أطول قليلاً - لذا تعتبر حالة الإثارة الثالثة أكثر ملائمة لانتقال الإلكترونات لاختزال مستقبل الإلكترونات electron acceptor - وبداية سريان أو تدفق الإلكترونات flow electron لإنتاج جزئ ATP - لكن من المدهش حقاً أن مرحلة الإثارة الفردية الأولى هى التى تستغل في عملية التمثيل الضوئي .

وتنتقل الطاقة بين الصبغات المساعدة والكلوروفيل عن طريق الرنين (resonance) ، وهو رنين موجي (wave resonance) ويمكن تشبيهه بالموجات التى تتولد نتيجة لرمى أو لقذف حجر في ماء البحيرة ، وحتى تنتقل الطاقة بالرنين الموجي فإن مانع الطاقة energy doner يجب أن يصدر إشعاعاً لاصقاً ذا ترددات يمكن أن يمتصها مستقبل الطاقة (energy acceptor) وبعبارة أخرى أن طيف الإشعاع اللاصق (طيف اللصق) (fluorescence spectrum) لماخ الطاقة يجب أن يتداخل (overlap) مع طيف الامتصاص

(absorption spectrum) لمستقبل الطاقة (energy acceptor) ، وينطبق هذا الشرط على الصبغات المساعدة وهى (الفيكوبلين ، الكاروتنويدات) وعلى الكلوروفيل ، وحتى يكون انتقال الطاقة بالرنين الموجى جيداً - يجب أن تكون الجزيئات متلاصقة والمسافة بينها لا تتعدى ١٠٠ نانومتر - وجزيئات الكلوروفيل تكون مرئية ومكدسة بطريقة تجعل المسافات بينها وبين الصبغات المساعدة مناسبة وموافقة لحدوث ظاهرة انتقال الطاقة بالرنين الموجى .

تأثير إمرسون Emerson Effect

تنتقل الطاقة الضوئية الممتصة بالصبغات المساعدة إلى كلوروفيل أ وذلك قبل أن تصبح فعالة فى عملية التمثيل الضوئى . وقد لاحظ العديد من الباحثين الذين عملوا باستقلال عن بعضهم البعض - ظاهرة غريبة عند دراستهم للدور الفسيولوجى للصبغات فى عملية التمثيل الضوئى ، وخلاصة هذه الظاهرة هو أن الضوء الممتص مباشرة بكلوروفيل أ كان أقل فعالية وكفاءة فى عملية التمثيل الضوئى عن مثيله الممتص بالصبغات المساعدة (الفيكوسيانين فى الطحالب الخضراء المزرقة - الفيكوإريثرين والفيكوسيانين فى الطحالب الحمراء) - ويوضح شكل (١٣ - ٥) أطيايف الامتصاص وأطيايف العمل للطحلب الأحمر *Porphyra nereacystis* التى توضح هذه الظاهرة



شكل ١٣ - ٥ : أطيايف الامتصاص والعمل للطحلب الأحمر *Porphyra nereacystis* لاحظ النقص الواضح فى النشاط فى منطقة الضوء التى طول موجاتها ينحصر ما بين ٦٧٥ - ٦٨٠ نانومتر - على الرغم من أن امتصاص الثالث *thallus* يظهر ذروة امتصاص محددة وواضحة فى هذا المجال .

L.R. Blinks. 1964. In A.C. Glese, ed, Photophysiology. New York: Academic Press. Reprinted : عن by permission

وقد لوحظت هذه الظاهرة أيضاً عند دراسة قياسات ظاهرة اللصّف الخاصة بكلوروفيل أ - فقد وجد أن الضوء الممتص بصبغة الفيكوبلين المساعدة يزيد من لصف كلوروفيل أ عن الضوء الممتص مباشرة بكلوروفيل أ .

وأحد التفسيرات لهذه الظاهرة التي تبدو متناقضة مع المنطق - هو أن كلوروفيل أ يوجد على صورتين أو نموذجين أو صيغتين - إحداهما نشطة في كل من التمثيل الضوئي والإشعاع اللاصف (أى نشطة تمثيلاً ولصفيّاً) photosynthetically active fluorescent form والصورة الثانية غير نشطة في عملية التمثيل الضوئي ولا في الإشعاع اللاصف - ويعتقد الباحثون أن الطاقة الضوئية الممتصة بصبغات الفيكوبلين لها أفضلية الانتقال إلى صورة كلوروفيل أ النشطة تمثيلاً ولصفيّاً - وللأسف فإن التجارب أثبتت خطأ هذا التفسير رغم أنه قدم لنا إمكانية وجود صور أو نماذج أو صيغ مختلفة من نظم الوحدات الضوئية التمثيلية (photosystem unit) ويتقدم العلم واستخدام الضوء أحادي اللون mono chromatic light ذا الأطوال الموجية المختلفة . تمكن إمرسون Emerson أن يحسب ما سماه محصول أو غلة أو إنتاج الكوانتم quantum yield وهو عدد جزيئات الأوكسيجين المنطلقة في عملية التمثيل الضوئي لكل كوانتم ضوئي ممتص - وتمكن إمرسون من حساب إنتاج أو محصول الكوانتم للموجات الضوئية المختلفة الطول للضوء المنظور أو المرئي (13) . ولاحظ إمرسون انخفاض محصول الكوانتم انخفاضاً معنوياً على الموجات الضوئية التي تكون أطول من ٦٨٠ نانوميتر والمعروف أن هذه الموجات (أطول من ٦٨٠ نانوميتر) تدخل في منطقة ذروة الامتصاص الحمراء لكلوروفيل أ - وسميت هذه المنطقة بالسقطة الحمراء (red drop) ، والتي باكتشافها أضيف المزيد من الغموض المحيط بدور كلوروفيل أ في التمثيل الضوئي .

بعد ذلك اكتشف إمرسون ومساعدوه بسرعة - إن الكفاءة المنخفضة لعملية التمثيل الضوئي التي تظهر على الموجات الضوئية التي يزيد طولها عن ٦٨٠ نانوميتر (السقطة الحمراء) ممكن أن تستعاد وذلك باستعمال الأشعة الأقصر طولاً في آن واحد (مع بعض) مع الإشعة الحمراء (التي طول موجتها أكبر من ٦٨٠ نانوميتر) - ولقد وجد أن أثر استعمال النوعين مع بعض في آن واحد على معدل عملية التمثيل الضوئي - يفوق ويزيد عن مجموع كل من النوعين من الأشعة عند استعمال كل منهما بمفرده - وسمى هذا الارتفاع أو الزيادة في معدل التمثيل الضوئي نتيجة لاستعمال نوعي الأشعة مع بعض في آن واحد بتأثير إمرسون Emerson effect .

نظامان للصبغة Two Pigment Systems

لاقى أثر إمرسون في أواخر عام ١٩٥٠ م وأوائل عام ١٩٦٠ م إهتماماً كبيراً - وأصبح من الواضح أن عملية التمثيل الضوئي تحتاج إلى التفاعل بين مجموعتين متميزتين من الصبغات الفعالة أو العاملة وسميت بالنظم الضوئية (photosystems) هذا بالإضافة إلى أن العديد من تجليات أطيايف الامتصاص لكلوروفيل أ في الأوراق الحية *in vivo* أظهرت أن الجزء الأكبر من كلوروفيل أ يوجد على صورتين أو صيغتين أو نموذجين - إحداها لها ذروة امتصاص على الموجة ٦٧٣ نانومتر وتسمى لذلك (كلوروفيل أ ٦٧٣) (Chl a673) والآخرى لها ذروة امتصاص على الموجة ٦٨٣ نانومتر وتسمى لذلك (كلوروفيل أ ٦٨٣) (Chl a683) (9)

وقد اكتشف كوك KoK صورة أخرى من كلوروفيل أ تمتص الموجات الضوئية أطول من ذلك (20) ولكنها توجد بكميات صغيرة عن كل من كلوروفيل أ ٦٧٣ ، كلوروفيل أ ٦٨٣ . وسُمي كوك هذه الصورة (بكلوروفيل أ ٧٠٠) أو (P 700) (ص ٧٠٠) ولها ذروة امتصاص على موجة طولها ٧٠٣ نانومتر (10) .

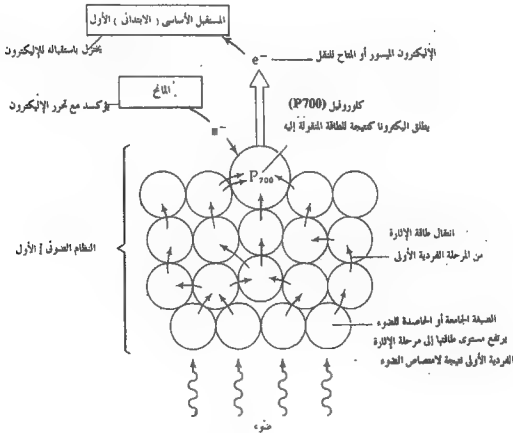
وتشمل المرحلة الكيموضوئية photochemical phase من التمثيل الضوئي نظامين ضوئيين منفصلين متميزين هما النظام الضوئي الأول والثاني . والنظام الضوئي الأول photosystem I يكون غنياً بكلوروفيل أ ويحتوي على كاروتنويدات وعلى كمية أقل من كلوروفيل ل وذلك بالمقارنة بالنظام الضوئي الثاني photosystem II - وفي كلا النظامين الضوئيين فإن معظم الصبغات تعمل على تجميع أو حصاد الطاقة الضوئية ونقلها على الأرجح عن طريق الرنين الموجي إلى جزيئات كلوروفيل أ الموجودة في مراكز نشاط التفاعلات الكيموضوئية (photochemically active reactive centers) والتي تسمى المصائد traps .

ويتكون مركز النشاط الخاص بالنظام الضوئي الأول من كلوروفيل p (P 700) - أما مركز النشاط الخاص بالنظام الضوئي الثاني فهو كلوروفيل أ له ذروة امتصاص على موجة طولها ٦٨٢ نانومتر ولذا يسمى (P 686) أي (ص ٦٨٠) . وجزيئات كلوروفيل أ المانحة donor molecules تختزل مستقبل إلكتروني خاص (A) وبذلك تؤكسد نفسها - ومستقبلات أو حوامل الإليكترون electron carriers التي اختزلت تبدأ في تدفق أو سريان الإليكترونات electron flow وتبدأ في تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية (شكل ١٣ - ٦) ، (شكل ١٣ - ٧) .

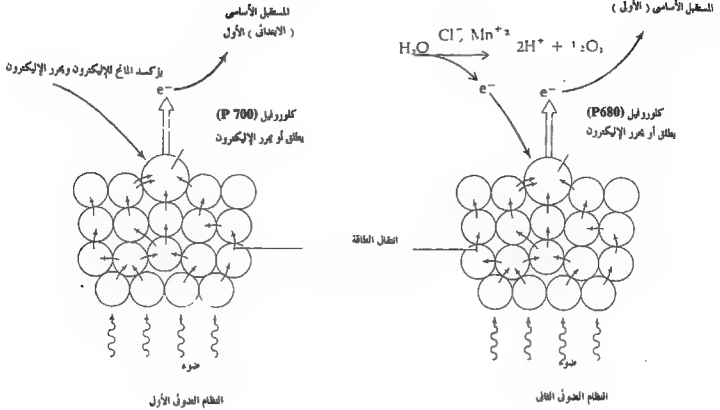
الوحدة التمثيلية الضوئية (الوحدة الضوء تمثيلية)

Photosynthetic Unit

اعتقد الباحثون الأوائل أن حدوث عملية التمثيل الضوئي بالكامل يتطلب وجود الكلوروبلاستيدات الكاملة (intact chloroplasts) ، ولكن تمكن العديد من الباحثين خلال الخمس عشرة سنة الأخيرة من البرهنة على حدوث تفاعل في أجزاء صغيرة للغاية من البلاستيدات الخضراء - وبناءً على ذلك اقترح هؤلاء الباحثون أن البلاستيدات الخضراء ربما تتكون من العديد من الوحدات الضوء تمثيلية الصغيرة . وتعرف الوحدة التمثيلية الضوئية (الوحدة الضوء تمثيلية) photosynthetic unit بأنها أصغر مجموعة من جزيئات الصبغة التي تتعاون مع بعض لتؤثر على التفاعلات الكيمووضوئية أى امتصاص وانتقال كوانتات الضوء إلى مراكز الاصطيد حيث سبب انطلاق وتحرر



شكل ١٣ - ٦ : حصاد أو جمع الطاقة بالكلوروفيل - يتسبب امتصاص كوانتات الضوء بجزيء الكلوروفيل في رفع مستوى طاقته إلى حالة الإثارة الفردية Singlet excited state - وترحل الطاقة الضوئية من جزيء إلى جزيء بالرنين ويتسبب ذلك في النهاية في إثارة كلوروفيل P700 .



شكل ١٣ - ٧ : تسبب الإثارة الضوئية لكلوروفيل P700 في تحرر وسريان الإلكترونات إلى المستقبل الأول (الأساسي أو الابتدائي) - وبذلك يؤكسد P700 ويختزل المستقبل . وترحل الطاقة الضوئية المتصصة بالنظام الضوئي الأول من جزيء إلى جزيء بالرنين . ويختزل المستقبل بالإلكترونات المتدفقة من النظام الضوئي الثاني (أي كلوروفيل P680) - ويحصل النظام الضوئي الثاني على الإلكترونات التي يقذفها أو يحررها من الماء .

الإليكترونات - ونحن نعتقد أن الوحدة الضوء تمثيلية تتكون من حوالي ٤٠٠ جزيء كلوروفيل جامع أو حاصد للطاقة الضوئية ومن مركز اصطياد واحد والترتيب انحكم لجزيئات الكلوروفيل في البذيرات أو الحبيبات grana يتيح فرصة ممتازة لانتقال الطاقة بالرنين الموجي - وتسمى مثل هذه الجزيئات من الكلوروفيل المكدسة بترتيب محكم لحصد أو جمع الضوء باصطلاح « الكلوروفيل الاستشعاري أو الهوائى » antennae chlorophyll وكونهم الضوء الممتص يجزيء واحد من الكلوروفيل الاستشعاري أو الهوائى يرحل من جزيء إلى آخر حتى يتشتت كحرارة أو إشعاع لاصف fluorescence أو يستغل في عمل كيميائي أي تكون $NADP H^+$, ATP وجزيء الكلوروفيل الذي امتص كونتات الضوء يرتفع مستوى طاقته إلى مستوى حالة الإثارة الفردية الأولى first singlet state ويظل هذا المستوى في زمن قدره ١-٩ من الثانية - وهو وقت قصير لا يتيح

فرصة لهذه الطاقة أن تفعل أى عمل كيميائى - وعلى العموم فإن انتقال ورحيل طاقة حالة الإثارة الفردية الأولى بين جزيئات الكلوروفيل المرتبة بإحكام والقرية من بعضها البعض يكون فعالاً ولا يكون الانتقال احتياطياً بدرجة كبيرة (21) - ويكون الانتقال فى حدود ١٠٠٠ جزى/ء-١٠-١٢ من الثانية . وتكون أفضلية انتقال الكوانتم من صبغة لها ذروة امتصاص على موجات قصيرة (أى مستوى طاقته أعلى) إلى صبغة لها ذروة امتصاص على موجات أطول (أى مستوى طاقة أقل) .

وفى تفاعل الضوء الأول يوجد كلوروفيل (P 700) وذرة امتصاصه على موجه طولها ٧٠٣ نانوميتر - وفى تفاعل الضوء الثانى فإن الصبغة الحاصدة والجامعة للطاقة هى كلوروفيل (P 680) وذرة امتصاصه على موجه طولها ٦٨٠ نانوميتر .

وبمجرد أن تثار الصبغات - السابقة الذكر (P 700)،(P 680) فإنها تحرر الإلكترونات وبذلك تختزل مستقبلات الإلكترون وهذه بدورها تحرر الإلكترونات إلى جزيئات أخرى - وتشمل تفاعلات الأكسدة - الاختزال هذه العديد من المركبات العضوية التى تكون موجودة داخل البلاستيدات الخضراء - ولقد استنتج من وجود الشقوق الحرة فى البلاستيدات الخضراء على وجود أكثر من نظام لانتقال الإلكترونات electron transport system

Production of ATP and NADP H

إنتاج جزيئات NADP H , ATP

بعد مناقشتنا لمظاهر التفاعلات الكيموضوئية يمكننا الآن أن نصمم مخططاً للتمثيل الضوئى - ويجب أن نسأل أنفسنا - هل يحدد هذا المخطط بالبلاستيدات الخضراء فقط أم يشمل الخلية كلها .

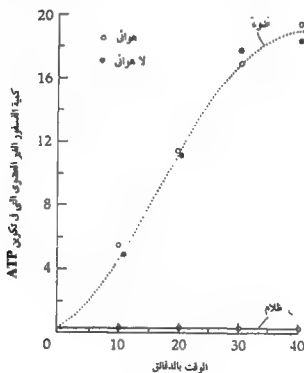
ونحن نعرف منذ أكثر من مائة عام أن التمثيل الضوئى مرتبط بالبلاستيدات الخضراء فقط - واعتقد العلماء لسنين عديدة أن تفاعلات الضوء تحدث فى البلاستيدات الخضراء فقط بينما تحدث تفاعلات اختزال CO_2 فى سيتوبلازم الخلية - وفى عام ١٩٥٤ م لاحظ الباحثون أن البلاستيدات الخضراء المعزولة والتى وضعت تحت الظروف التجريبية الملائمة يمكنها تمثيل CO_2 - لذا فقد استنتج أن القوة التمثيلية assimilatory power أو القوة الاختزالية reducing power وهى NADPH واللازمة لإنجاز اختزال CO_2 لا بد أن تكون موجودة أو تنتج داخل البلاستيدات الخضراء نفسها .

الفسفرة التمثيل ضوئية (الفسفرة الضوء تمثيلية)

Photosynthetic Phosphorylation

أدى اكتشاف مقدرة البلاستيدات الخضراء المعزولة على تمثيل أو تثبيت غاز CO_2 - إلى فهم أو استيعاب أن هذه العضيات تحتوى على الإنزيمات اللازمة لإنتاج جزيء ATP واللازم لتمثيل غاز CO_2 وإنتاج الكربوهيدرات .

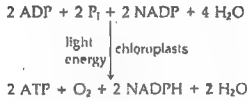
ولقد أثبت أرنون (4,5) أن البلاستيدات الخضراء المعزولة والمضاعة لها المقدرة على إنتاج جزيئات ATP واطلقوا على هذه العملية اسم الفسفرة الضوئية photophosphorylation أو الفسفرة الضوء تمثيلية photosynthetic phosphorylation ومن الجدير بالذكر أن تكوين معظم جزيئات ATP في الميتوكوندريا: يتم عن طريق عملية الفسفرة التأكسدية oxidative phosphorylation وتختلف عملية تكوين جزيئات أدينوسين ثلاثي الفوسفات في البلاستيدات الخضراء في أنها مستقل عن التأكسدة التنفسية - ويوضح شكل (١٣ - ٨) استقلال أو عدم اعتماد الفسفرة الضوء تمثيلية عن O_2 الجزيئى .



شكل ٨ - ١٣ : إندماج (اتحاد) الفوسفور الغير عضوى (PI) في تكوين جزيء ATP في البلاستيدات الخضراء المهشمة (المكسرة) لاحظ اعتماد العملية على الضوء واستقلالها عن الأوكسيجين (عملية الفسفرة الضوء تمثيلية)

والأهمية الحقيقية في شكل (١٣ - ٨) هي أن الطاقة الضوئية قد استغلت في تكوين جزيء ATP أو بعبارة أخرى أن الطاقة الضوئية تحولت إلى طاقة كيميائية - ولكن جزيء ATP هو أحد المتطلبات اللازمة لإنتاج الكربوهيدرات - ولا بد من توفر مختزل ما reductant ليمد العملية بالإلكترونات أو الهيدروجين :

وفي عام ١٩٥١ استطاع أرنون Arnon (٢) أن يثبت أن الكلوروبلاستيدات المعزولة والمعرضة للضوء لها المقدرة على اختزال نيكليوتيد البيريدين pyridine nucleotide وبعد ذلك أوضح الباحثون أن مركب NADPH هو نيكليوتيد البيريدين النشط والفعال في عملية التمثيل الضوئي (6) - ففي وجود الماء ومركب أدينوسين ثنائي الفوسفات (ADP) والأرثونوسفات (P_i) - اختزلت البلاستيدات الخضراء كميات كبيرة من NADP وتساعد O₂ كما في المعادلة :



وكما تدل هذه المعادلة وكذلك شكل (١٣ - ٩) على أن تساعد مول واحد من O₂ يصاحبه اختزال مول واحد من المرافق الإنزيمي نيكوتين أميد ثنائي النيكليوتيد فوسفات ويتأستر estrification مول واحد من الأرثوفوسفات .

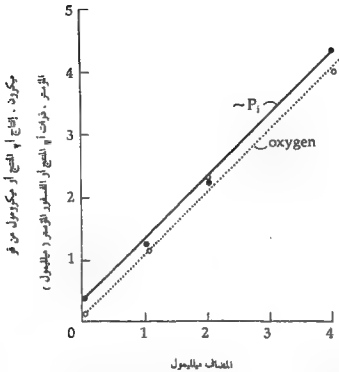
وكما هو موضح في شكل (١٣ - ١٠) ، (١٣ - ١١) فإن جزيئات الأدينوسين ثلاثي الفوسفات وجزيئات [نيكوتين أميد ثنائي النيكليوتيد - الفوسفات - هيدروجين] هي مصدر الطاقة والقوة الاختزالية لتثبيت واختزال ثاني أكسيد الكربون .

ملاحظة : في عملية التمثيل الضوئي في البكتيريا يستبدل جزيء NADPH بجزيء NADH (٣٤) .

مخطط Z لانتقال الإلكترونات والفسفرة الضوئية

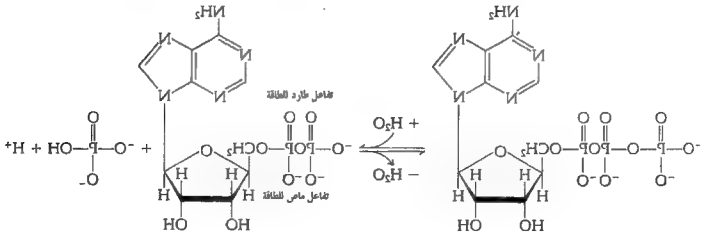
Z- Scheme: Electron Transport and Photophosphorylation

وسمى هذا المخطط بسبب شكله المشابه لحرف Z - لاحظ شكل (١٣) -



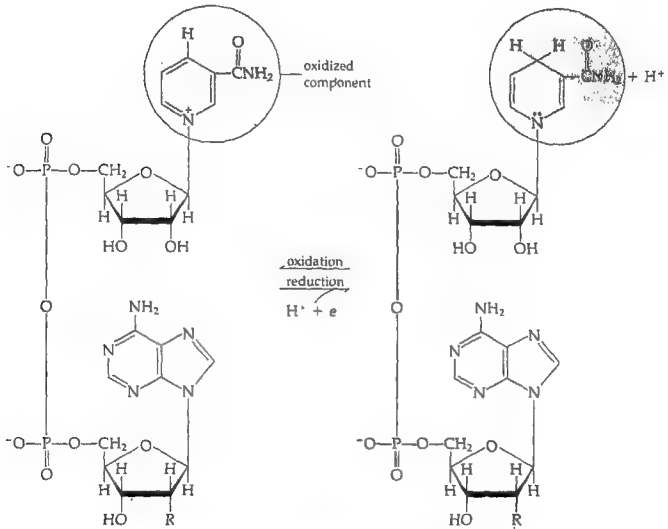
شكل ١٣ - ٩ : إندماج الفوسفور الغير عضوى لتكوين جزئى ATP وذلك فى وجود تراكيزات مختلفة من NADP فى الكلوروبلاستيدات المعزولة . لاحظ العلاقة الخطية المتوافقة بين كمية NADP التى أمدت بها الكلوروبلاستيدات وكمية الفوسفور الغير عضوى التى أدخلت أو اندمجت فى تكوين ATP - لاحظ كذلك أن انطلاق O_2 من الكلوروبلاستيدات يكون متوازياً مع كمية الفوسفور الغير عضوى المدخلة فى جزئى ATP .

عن : D. Arnon, 1959. The photochemical apparatus—its structure and function. Brookhaven Symp., Biol. 11:181



شكل ١٣ - ١٠ : العلاقة بين ADP أدينوسين ثنائى الفوسفات ، ATP أدينوسين ثلاثى الفوسفات - لاحظ أن ATP يملك قدرأ من الطاقة أكبر (ADP) - وفى أثناء تحول جزئى ATP إلى (ADP) تنبخر الطاقة التى تستغل بالطرق المختلفة فى الكائن الحى . لاحظ إنتاج الفوسفور الغير عضوى (P_i) والبروتون (H^+) - وفى الكائنات الحية يعمل جزئى ATP كمصدر كبير وأساسى للطاقة الكيميائية .

١٢ - وهو يوضح كيفية انتقال الإلكترون وإنتاج جزيئات (NADPH, ATP) وهذا المخطط يتكون من حصيلة العديد من الأبحاث لذا فهو عرضة لتغيرات وتفسيرات كثيرة - وعلى الرغم من أننا لن نستطيع أن نعطي كل التفاصيل والأفكار المختلفة للتفاعلات الكيموضوية وعلاقتها بهذا المخطط - ولكننا سنشرح الآراء الكبرى والمهمة ويجب أن نعرف أن العلماء جميعاً لم يتفقوا على التفاصيل ولا على تسلسل التفاعلات الوسطية .



R equals OH; nicotinamide adenine dinucleotide (NAD⁺) → NADH

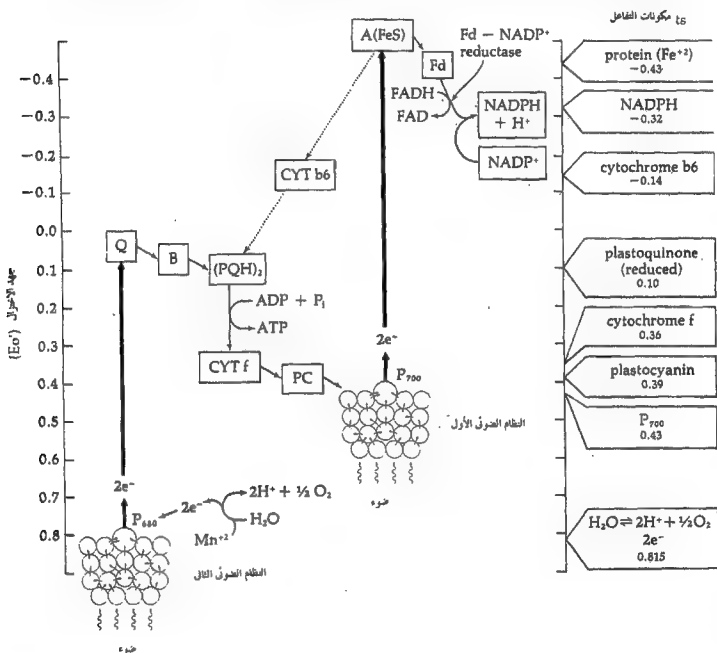
R equals OPO₃H₂; nicotinamide adenine dinucleotide (NADP⁺) → NADPH

شكل ١٣ - ١١ : تركيب مركب نيكوتين أميد ثنائي النيكليوتيد فوسفات (NADP) ومركب نيكوتين أميد ثنائي النيكليوتيد (NAD) - والمركب الأول يختلف عن الثاني في أنه يحوى على الفوسفات على ذرة الكربون الثانية من السكر هذه المرافقات الإنزيمية مهمة في عمليات الأكسدة - الاختزال (الأكسدة) في التحلل الضوئي (NADP) والتمثيل الضوئي (NAD) - والمرافقات المختزلة وهي $NADPH + H^+$ مهمة في اختزال وتثبيت

• CO₂

الفسفرة الضوئية الغير دائرية Noncyclic Photophosphorylation

ربما يكون انسياب الإلكترونات داخل الثيلاكويدات يبدأ في آن واحد لكل من النظامين الضوئيين وذلك من خلال التفاعلات المتكاملة والمتراطة بينهما وكذلك يرتبط بالنظامين انحلال الماء ضوئياً $\text{photolysis of water}$ - وهو الذى يمد النظام ككل بالإلكترونات اللازمة لإنتاج جزئى أدينوسين ثلاثى الفوسفات والمرافق الإنزيمى المختزل



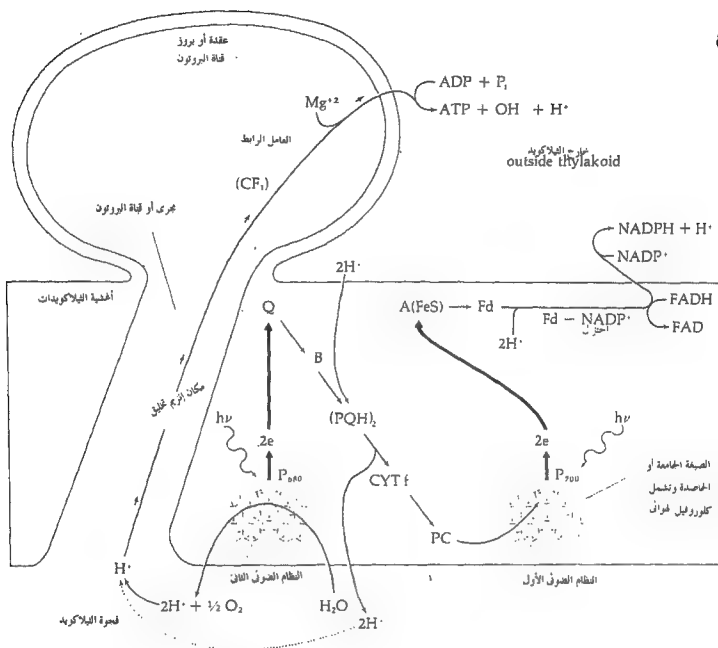
شكل ١٣ - ١٢ مخطط Z وهو يوضح انتقال الإلكترونات الذى يسببه الضوء فى عملية التمثيل الضوئى - ويوضح الفسفرة الدائرية والغير دائرية - الاختصارات هى PQ (بلاسوكوينون) ، $CYTb_6$ (سيتركروم ب٦) ، $CYTf$ (سيتركروم ف) ، PC (بلاسوسيانين) ، $[A(FeS)]$ (المستقبل وهو البروتين الحامل للحديد والكبريت) ، Fe (فيريدوكسين) ، FAD (فلافين أدينين ثنائى النيوكليوتيد) ، $FADH$ [الصورة المختزلة وهى فلافين أدينين ثنائى النيوكليوتيد - ن] .

وهو نيكوتين أميد ثنائي النيكليوتيد - فوسفات وهذا التكامل بين النظامين الضوئيين يشار إليه في العادة بالفسفرة الضوئية الغير دائرية ، وهي تمثل إحدى الوسائل لإنتاج الإدينوسين ثلاثي الفوسفات داخل الكلوروبلاستيدات ويمكن أن نشير إليها أيضاً بانتقال الإلكترون الغير دائري non- cyclic electron transport وكما هو موضح في شكل (١٣ - ١٢) - فبعد إثارة كلوروفيل أ (P 700) وهو الكلوروفيل الصائد أو القانص trap chlorophyll للنظام الضوئي الأول - فإن الإلكترونات تسرى أو تندفق إلى مستقبل إلكترونات أساسى أو ابتدائى غير معروف الهوية primary electron acceptor ويعتقد أنه بروتين حامل للحديد والكبريت ويرمز له [A (Fes)] وبعد ذلك تسرى الإلكترونات إلى الفيريدينوكسين Ferredoxin وفي النهاية تذهب إلى [NADP+] فيختزل إلى [NADPH+H+] وللاختصار يرمز له بالرمز [NADPH] وانتقال الإلكترونات إلى [NADP+] يولد فراغاً أو تجويفاً في النظام الضوئي الأول - ويكمل هذا العجز عن طريق إثارة كلوروفيل أ (P 680) في الضوء الثانى - والخطوات التالية للتدفق أو القذف الضوئي للإلكترونات photoejection of electrons تشمل انتقالها إلى كلوروفيل أ (P 700) من خلال مجاميع من حوامل الإلكترون مثل (Q),(B) ، والبلاستوكوينون (PQ) ، plastoquinone (PQ) ، سيتوكروم ف (CYTF) Cytochrome F (PC) البلاستوسيانين plastocyanin - أما حوامل (Q), (B) فهي مركبات غير معروفة التركيب والهوية حتى الآن .

وكما هو موضح في شكل (١٣ - ١٢) فإن البلاستوكوينون يقذف البروتونات ويمرر الإلكترونات إلى السيتوكروم ف - وفي هذا الموضع ينتج جزئ الأدينوسين ثلاثي الفوسفات [لاحظ شكل ١٣ - ١٢ ، ١٣ - ١٣] - والفراغ الذى تولد في النظام الضوئي الثانى يملأ بالإلكترونات الناشئة من انشقاق الماء ضوئياً وهكذا فإن مرور أو تدفق أو سريان الإلكترونات يحتاج إلى النظامين الضوئيين ويكون نتيجته تخليق كل من [NADPH,ATP] أو بعبارة أخرى فإن الإلكترونات تصرف وترشح لإنتاج هذين المركبين .

الفسفرة الضوئية الدائرية Cyclic Photophosphorylation

يوجد طريق واحد - من الوجهة النظرية - لوقف فعالية الفسفرة الضوئية الغير دائرية - وهو إضاءة البلاستيدات الخضراء بموجات ضوئية طولها أكبر من ٦٨٠



شكل ١٣ - ١٣ : أغشية ثيلاكويدات البديرات أو الحبيبات توضح مكان الفسفرة الضوئية وربطها بتدفق الإلكترونات لإنتاج جزيء (ATP) تبعاً لنظرية ميتشل Mitchell - العامل الرابط (CF) يعتقد أنه إنزيم ATP-ase (أدينوسين تراي فوسفاتير) - (B)، (Q) غير معروفين الهوية والتركيب .

نانوميتر - وتحت هذه الظروف فإن النظام الضوئي الأول ينشط - ولا تزال الإلكترونات من الماء ويتضح ذلك من نقص O_2 المتصاعد - وعندما يتوقف سريان الإلكترونات من الماء فإن الفسفرة الضوئية الدائرية تتوقف أيضاً ويترتب على ذلك إعاققة تمثيل CO_2 - وبإعاققة تمثيل CO_2 فإن جزيئات [NADP] أى المرافق الإنزيمى

المؤكسد لا يصبح متاحاً أو ميسوراً كمستقبل للإلكترون .

وتنشط النظام الضوئي الأول بالموجات الضوئية أطول من ٦٨٠ نانومتر بسبب سريان الإلكترونات من كلوروفيل (P 700) إلى المستقبل [A (Fes)] وعندما لا تسرى الإلكترونات إلى [NADP+] فإنها تسرى إلى السيتوكروم ب_٦ (CYT b₆) وهذا بدوره يمزجها مرة ثانية إلى كلوروفيل (P 700) عن طريق السيتوكروم ف (CYTF) والبلاستوسيانين (PC) لاحظ شكل (١٣ - ١٢) - وتوجد أدلة توضح أن البلاستوكوينون هو المستقبل الأساسي أو الأول للإلكترون من مركب [A (Fes)] بدلاً من السيتوكروم ب_٦ (CYT b₆) وهذا هو الأرجح لأن وجود البلاستوكوينون (PQ) يكون ضرورياً ولازماً لاستقبال البروتون عبر أو خلال أغشية الثيلاكويدات لإنتاج الإدينوسين ثلاثي الفوسفات .

وبالرغم من أن بعض المخططات توضح أن تخليق جزئ (ATP) في الفسفرة الضوئية الدائرية - كما هو متوقع نظرياً يحدث في موضعين هما بين [A (Fes)] والسيتوكروم ب_٦ - أما الموضع الثاني فهو بين سيتوكروم ب_٦ وسيتوكروم ف - ولكن هذا لا يحتمل حدوثه دون توسط البلاستوكوينون . ويدل اصطلاح الفسفرة الدائرية الضوئية على أن دورة الإلكترون تبدأ من المانح وهو كلوروفيل (P700) المثار إلى المستقبل وهو [A (Fes)] ثم يعود الإلكترون نفسه مرة ثانية إلى كلوروفيل (P 700) المثار إلى المستقبل وهو [A (Fes)] ثم يعود الإلكترون نفسه مرة ثانية إلى كلوروفيل (P 700) مع توليد جزئ ATP - ويعتقد أن الفسفرة الضوئية الدائرية تعطي قدرأ محدوداً من الإدينوسين ثلاثي الفوسفات - وفي شكل (١٣ - ١٣) فإن طريق الإلكترونات الغير معروف وواضح يشار إليه بالخط المنقط .

المستقبلات والموانع الأساسية (الابتدائية) للإلكترون

Primary Electron Acceptors and Donors

قبل أن نتقدم أبعد من ذلك في مناقشاتنا عن الفسفرة الضوء تمثيلية دعنا نلقى نظرة على الاختزال الضوء تمثيلية لمركب NADP أو photosynthetic NADP reduction - ففي أواخر عام ١٩٥٠ م اعتقد العلماء أن اختزال [NADP⁺] يرتبط مع عامل ذى طبيعة بروتينية ذاتية وجد في البلاستيدات الخضراء . ولاحظ أرنون Arnon (6) ومساعدوه أن هذا العامل يفضل اختزال [NADP⁺] وإطلاق O₂ وسمى [عامل اختزال NADP⁺]

أى NADP- reducing factor - ثم عزل هذا العامل وأطلق عليه اسم [نيوكليوتيد البريردين الضوء تمثيلية الاختزال] أى photosynthetic pyridine nucleotide reductase (PPNR) وحيث أن له طبيعة ونشاط العوامل المساعدة - فإن نشاطه يظهر عند إضاءة البلاستيدات الخضراء (27) .

وفي عام ١٩٦٢ اكتشفت طبيعة (PPNR) واكتشف Tajawa & Arnon (٣١) أن (PPNR) أحد أفراد مجموعة البروتينات غير الهيم وغير الثلافين - لكنه بروتين يحتوى على حديد ويوجد بصفة عامة في البلاستيدات الخضراء ، ونحن نستعمل الاصطلاح العام وهو الفيريدوكسين Ferredoxin لوصف هذه البروتينات ، ولقد عزل العلماء بروتينات مختلفة من عائلة الفيريدوكسين Ferredoxin family من الكلوروبلاستيدات الخاصة بالعديد من النباتات - ولقد عزا العلماء لأفراد هذه العائلة العديد من الوظائف - ولقد عرف الفيريدوكسين سابقاً باسم [العامل المختزل للميثاموجلوبين] أو (methaemoglobin-reducing factor) وعرف كذلك باسم NAD- reducing factor - وكذلك باسم (PPNR) السابق الإشارة إليه وعرف باسم العامل المختزل للهيم heme-reducing factor أو اسم الإنزيم الأحمر red enzyme وقبل اكتشاف الفيريدوكسين كان يعتقد أن $[NADP^+]$ هو المستقبل الأول للإلكترونات وعلى أى حال فإن كلاً منهما لا يعتبر أن المستقبل الأول للإلكترونات من كلوروفيل (P700) وتوجد دلائل على وجود وسيط بين الفيريدوكسين والنظام الضوئي الأول وهو كما سبق الإشارة إليه مركب $[A (Fe)]$ وفي مخطط Z السابق اعتبر البلاستوكوينون هو المستقبل الأساسي أو الأول للإلكترونات المقذوف من كلوروفيل (P680) ويشك العلماء في كفاية جهد الأكسدة - الاختزال Oxidation- reduction potential أو الجهد الأوكسدى redox potential لمركب البلاستوكوينون لكي يقوم بوظيفة المستقبل الأول أو الأساسي للإلكترونات من كلوروفيل (P 680) - ومن المعروف أن مركبات الكوينون quinones توجد بوفرة في البلاستيدات الخضراء فمن المحتمل أن أحد مركباتها يقوم بوظيفة المستقبل الأول . وفي شكل (١٣ - ١٣) يقوم الكوينون (Q) مقام المستقبل الأول الغير معروف والذي يطفى الإشعاع اللاصف لكلوروفيل أ quenches the fluorescence of chlorophylla أما البلاستوكوينون فإنه يختزل باستقبال الإلكترونات من الكوينون خلال (B) وهو مستقبل غير معروف الهوية يكون مرتبطاً مع بروتين النظام الضوئي الثاني . أما البلاستوكوينون المختزل فإنه يؤكسد بانتقال الإلكترون إلى سيتوكروم ف (CYTF) - ويعتبر كل من (CYTF) والبلاستوسيانين plastocyanine وهو بروتين يحتوى

على نحاس - المانخ المباشر للإليكترون لككلوروفيل (P700) المؤكسد بالضوء (لأنه فقد اليكتروناً) - ويوجد كل من المركبين في أنسجة النباتات والطحالب التي تقوم بالتمثيل الضوئي - وكلا المركبين لهما جهد أخصدى يقارب جهد كلوروفيل (P700) وهو في حدود (٠,٤٣ فولت) - وتوجد دلائل تشير إلى أن البلاستوسيانين يكون في موضع أقرب من (CYTF) إلى المركز النشط للتفاعلات الضوئية لككلوروفيل (P700) في نظام الضوء الأول - لذا فإنه يعتبر أى البلاستوسيانين هو المانخ المباشر لككلوروفيل (P700) المؤكسد ضوئياً - وفي هذه الحالة فإن السيوكروم - ف (CYTF) يرسل الإليكترونات إلى البلاستوسيانين .

الآليات (الميكانيزمات) المقترحة لتكوين الأدينوسين ثلاثى الفوسفات

Proposed Mechanisms of ATP Formation

يرتبط سريان أو تدفق الإليكترونات بفسفرة جزئى الأدينوسين ثنائى الفوسفات إلى الأدينوسين ثلاثى الفوسفات وتكوين الماء والأدلة على هذا الارتباط أسست على الملاحظات الآتية :

(١) فى وجود العوامل الفاصلة uncoupling agents يشبط إنتاج (ATP) بينما يستمر سريان أو تدفق الإليكترونات بل فى الغالب يزداد معدل التدفق - وعند إزالة العامل الفاصل فإن إنتاج (ATP) يسير جنباً إلى جنب مع خطوات انتقال الإليكترونات .

(٢) عندما يعاق انتقال الإليكترونات باستخدام مبيدات الحشائش مثل diuron, Triazines, bis carbomates, Triazinones فإن عملية الفسفرة تثبط (أى إنتاج ATP)

(٣) لاحظ العلماء أن أكسدة NADPH أو NADH فى التنفس FADH تم فى آن واحد مع تكوين (ATP) وعلى الرغم من أن العلماء قد درسوا باستفاضة سريان أو تدفق الإليكترونات مع ارتباطه بالفسفرة - لكنهم حتى الآن لم يوضحوا الآليات (الميكانيزمات) بالكامل - وعلى العموم فإن نتائج التجارب اقترحت النظريات التالية :

١ - الارتباط التكويني أو التركيبى Conformational Coupling

ويرتكز على فكرة أن أغشية الميتوكوندريا أو ثيلاكويدات الكلوربلاستيدات تعانى تغيرات تكوينية أو تركيبية سبباً حالات ذات مستوى طاقة عالى تساعد على تحرير الطاقة

لإنزيم ATP-ase [أدينوسين ترائى فوسفاتيز] الذى يحفز إنتاج (ATP) - ويجب أن نلاحظ أن إنزيم ATP-ase يحفز تحليل ATP إلى ADP والفوسفور الغير عضوى (Pi) - لكن هذا الإنزيم يعمل فى اتجاه التخليق إذا توفر له القدر الكافى من الطاقة . وتُظهر صور الميكروسكوب الإليكترونى الاختلافات التركيبية فى تركيب أغشية (الميتوكوندريا) أثناء نشاطها - لكن ينقصنا دليل واضح يوضح العلاقة بين نشاط الأغشية وانتاج الأدينوسين ثلاثى الفوسفات .

٢ - الارتباط الكيميائى Chemical Coupling

ظهرت هذه النظرية فى عام ١٩٦٠ م - وهى تقترح أن هناك بروتين رابط غير معروف الهوية يقوم بنقل الطاقة بين سريان الإليكترونات وتكوين الأدينوسين ثلاثى الفوسفات وتبعاً لهذه النظرية - فإن هذا العامل الرابط يعتقد أنه بروتين (CF) يكون فى البداية مركب أو معقد غنى بالطاقة مع أحد حوامل الإليكترون high-energy CF Complex ويشارك هذا المركب فى موضع الفسفرة فى سلسلة نقل الإليكترون وتكوين أو معقد [CF- carrier complex] هو تفاعل ماص للحرارة - ومصدر الحرارة اللازمة لإنجاز هذا التفاعل تأتى من الحرارة المتحررة أثناء انتقال الإليكترون . بعد ذلك يدخل مركب [CF- Carrier comple] فى تفاعل تبادلى وفيه تتبادل الفوسفات الغير عضوية (Pi) مع حامل الإليكترون لتكوين مركب [CF- p- Complex] - والذى بعد ذلك يحمرر الفوسفات الغنية بالطاقة إلى مركب الأدينوسين ثنائى الفوسفات ليكون الأدينوسين ثلاثى الفوسفات ، وبذلك يكون تكوين (ATP) عن طريق تفاعل ماص للحرارة ينجز أو يتم عن طريق عامل رابط coupling factor بنقل الطاقة الخاصة بالإليكترون والذى اكتسبها من الضوء (فى حالة التمثيل الضوئى) أو من أكسدة المواد العضوية (تنفس) . وبالرغم من أن هذه النظرية توافقت تأثيرات المثبطات والعوامل الفاصلة لكنها ليست فى قوة الربط الأزموكيميائية .

٣ - نظرية الربط الأزموكيميائية Chemiosmotic Coupling

وهذه النظرية لاقت قبولاً واستحساناً كبيرين . لتفسيرها للفسفرة التأكسدية فى الميتوكوندريا ، وتلقى الآن أهمية كبيرة لتفسيرها عملية الفسفرة الضوئية فى أغشية البكتيريا الكويديات . ولقد اقترح ميشيل (23, 24) فى عام ١٩٦١ م بعد ملاحظته أن أيونات الهيدروجين تتحرر من الميتوكوندريا المتنفسة على حساب الطاقة المنطلقة أثناء

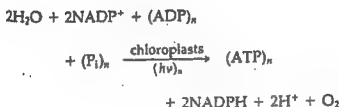
تدفق أو انتقال الإليكترونات - أقترح ميشيل Micheu فكرة الربط الأزموكيميائي واقترح أن هناك تدرج في تركيز البروتونات عبر غشاء الميتوكوندريا ويرجع هذا إلى تراكم الهيدروجين على أحد جوانب غشاء الميتوكوندريا - وتراكم البروتونات يكون ضرورياً لانتقال الطاقة للتفاعل الماص للحرارة أو الطاقة وهو فسفرة (ADP) لإنتاج (ATP) - بعد ذلك استغل Jagendorf (19) هذه الأفكار لإنتاج ATP في البلاستيدات الخضراء - وأقام الدليل على أن تدرج [pH] غير أغشية الثيلاكويدات يشجع إنتاج (ATP) عندما وضعت البلاستيدات الخضراء في الظلام زد على ذلك ما أثبتته جاجندورف Jagendorf إن إضاءة البلاستيدات الخضراء تولد تدرجاً في تركيز (H^+) أثناء عملية التمثيل الضوئي - ويوضح شكل (١٣ - ١٣) أن حاملات الإليكترونات تكون موجودة في أغشية البذيرات أو الحبوب أو غشاء الجرانات grana lamella وأن عملية التحليل الضوئي أو الانشقاق الضوئي للماء تحدث داخل الثيلاكويدات - وينتج كل من [NADPH, ATP] على جوانب الثيلاكويدات الملاصقة للحشوة أو السداة (الأسستروما ومن مظاهر المخطط أو النموذج المهم شكل (١٣ - ١٣) هي حركية mobility البلاستوكوينون plastoquinone وهو الذي ينقل على الأرجح - الإليكترونات إلى سيتوكروم (CYTF) ويلتقط أيونات (H^+) على السطح الخارجي ويمحر كذلك البروتونات إلى قناة أو مجرى الثيلاكويد وانتقال البروتونات إلى الداخل وإنتاج البروتونات من تحليل الماء ضوئياً يسبب تجمع البروتونات في الداخل ويسبب كذلك تدرج في [pH] غير أغشية الثيلاكويد في اتجاه الحشوة (الخارج) حيث يكون تركيز الهيدروجين منخفضاً نسبياً - والغشاء نفسه يكون غير منفذاً للبروتونات المتركرة على جانب القناة والتي تمثل مصدراً للطاقة وتشبه بذلك الماء المتجمع خلف السد، ويعتقد أن البروتونات تساب من الداخل (داخل الغشاء) إلى جهة الحشوة (stroma) خلال ممر خاص من (CF) أعناق تنتهي بعقد أو بروزات على السطح الخارجي الذي يكون جهة الحشوة، وهذه الأعناق أو العقد هي أماكن الفسفرة الضوئية، وسريان البروتونات على طول التدرج يعطي الطاقة اللازمة للتفاعل التالي :



ويعتقد أن سريان الإليكترونات يرتبط بالفسفرة الضوئية من خلال نشاط إنزيم ATP-ase (يسمى أيضاً العامل الرابط) كما سبق توضيحه .

وكما هو واضح في شكل (١٣ - ١٣) فإن كل زوج من الإليكترونات تمر خلال

نظام نقل الإلكترونات أو سلسلة نقل الإلكترون ينتقل بروتونات عن طريق البلاستوكوينون المختزل ويتحلل جزئاً من الماء ضوئياً ويتراكم أربع بروتونات - ومن الوجهة النظرية ينتج جزئاً واحد من ATP لكل ثلاث بروتونات تمرر خلال (CF)، ومرحلة التفاعلات الضوئية للمثيل الضوئي يمكن تلخيصها في المعادلة التالية والتي تمثل التفاعلات الكيموضوئية، الفسفرة الضوئية، الاختزال الضوئي والأكسدة للماء انحلال أو انشقاق الماء ضوئياً)



والمعادلة غير دقيقة بصفة عامة خصوصاً بالنسبة لإنتاج (ATP) - ونحن لا نعرف كم عدد جزيئات ATP المنتجة لكل جزئاً من O_2 المتصاعد، وبعض الباحثين يعتقدون أن كل جزئاً من O_2 المتصاعد يقابله إنتاج جزئيين من ATP ويعتقد آخرون في إنتاج أربع من ATP - وكذلك لم يتفق الباحثون على عدد كوانتات الضوء اللازمة لتثبيت جزئاً واحد من CO_2 في فوسفات السكر، ولقد اقترح Warburg في عام ١٩٢٢ م أن أربعة من الكوانتات الضوئية تكفي ولكن العديد من الباحثين لا يعتقدون في هذا الرقم - ويعتقد الكثير من علماء النبات أن المبادل «أو المكافئ» الكيموضوئي photochemical equivalence الذي اقترحه انشتين يتطلب فعالية مقدارها ١٠٠٪ لذا يعتقد كثير من علماء النبات أن ثمانى كوانتات ضوئية على الأقل وربما أكثر من ذلك تكون ضرورية لكفاءة ٥٠٪ أو أقل (ثمانى كوانتات لكل عملية أربع إلكترونات).

ومن المناقشات السابقة يتضح أنه يلزم من ٨ - ١٢ كوانتم ضوئي (فوتون) لإنتاج كمية من [NADPH, ATP] تكفي لتثبيت CO_2 - وبصفة تقريبية فإنه يلزم جزيئان من NADPH وثلاثة جزيئات من ATP لتثبيت جزئاً واحد من CO_2 في فوسفات السكر.

الأسئلة

١٣ - ١ إشرح المساهمات المبكرة لكل من العلماء الآتية أمماؤهم في فهم عملية التخليق الضوئي :

فان هلمونت Van Helmont ، ودورد Wood ward ، بريستلي priestley . إنجن هوس Ingenhousz . دى سوسر de Saussure ، مايير Mayer . بلاكان Blackman ، هيل Hill .

١٣ - ٢ ما هو مصدر الأوكسيجين المنبعث أثناء عملية التخليق الضوئي ؟

١٣ - ٣ إشرح قانون بلانك وقانون أينشتين للمكافئ الكيموضوئي ؟ - ماذا أوضح هذين العالمين عن عملية امتصاص الضوء بالكلوروفيل ؟

١٣ - ٤ إشرح كيف يكون تصورنا لإثارة صبغة الكلوروفيل بالاستعانة بفهمنا لمبدأ بولي Pauli's exclusion principle

١٣ - ٥ على أى أسس تستطيع أن توضح تأثير إمرسون المشجع لعملية التمثيل الضوئي ؟

١٣ - ٦ أى الموجات الضوئية تكون مقل لتشجيع عملية التمثيل الضوئي ؟ وضح الحقائق المدعمة لإجابتك

١٣ - ٧ ما هى أوجه التشابه والاختلاف بين الفسفرة التأكسدية والفسفرة الضوئية ؟

١٣ - ٨ ما هو مخطط (Z) للبناء الضوئي ؟ ما هى نواتج التفاعلات الضوئية ؟ وكيف يستعمل بعضها في عملية تثبيت CO_2 ؟

١٣ - ٩ قد يولد انتقال الإلكترونات أثناء التفاعلات الكيموضوئية تجويفاً "hole" في النظام الضوئي الأول ماذا يعنى هذا ؟ وكيف يتخلص من هذا العجز ؟

١٣ - ١٠ وضح التفكير المعاصر الخاص بميكانيكية تخليق ATP في الثيلاكويدات الخاصة بالحبوب grana ؟

١٣ - ١١ في غياب CO_2 قد تحدث ظاهرة اللصف للكلوروفيل الخاص بورقة خضراء - أما في حالة وجود CO_2 - لا تلاحظ مثل هذه الظاهرة ؟ اعطى توضيحاً (تفسيراً) لهذه الظاهرة ؟

١٣ - ١٢ ما هى كمية الطاقة الضوئية اللازمة لإنتاج الطاقة الكيميائية لتثبيت جزيئاً واحداً من CO_2 في فوسفات السكر ؟ استعن بالمراجع الإضافية لمناقشة الإجابة

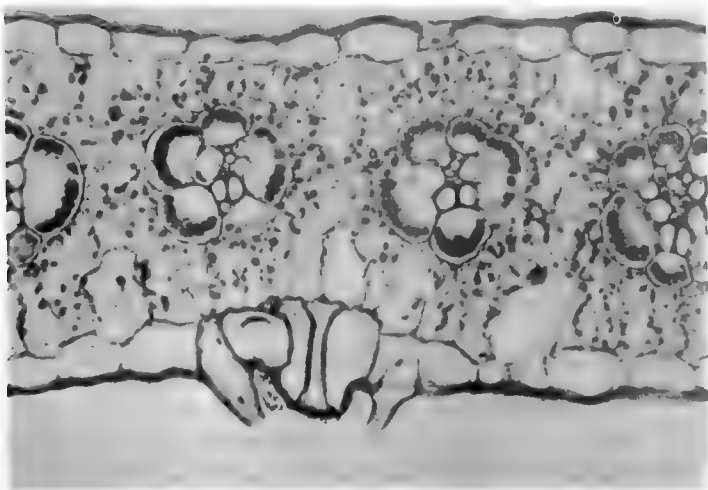
- ١٣ - ١٣ في أوقات محددة قد يرتفع مستوى CO_2 نسبياً في جو الصوب الزجاجية - بينما في بعض الأوقات الأخرى تكون كمية CO_2 منخفضة بدرجة محددة ليلة التمثيل الضوئي. وضح كيف تحدث هذه الظروف المتغيرة ؟
- ١٣ - ١٤ ما هي الإجراءات المتبعة للحفاظ على مستوى كافٍ من CO_2 في الصوب الزجاجية لعملية التمثيل الضوئي في الصوب الزجاجية ؟
- ١٣ - ١٥ ما هو دور أيون الكلور Cl^- في عملية التمثيل الضوئي ؟ ما هي العناصر الأخرى المشتركة بطريقة مباشرة في التفاعلات الضوئية ؟

قراءات مقترحة

- Anderson, J.M. 1975. The molecular organization of chloroplast thylakoids. *Biochim. Biophys. Acta* 416:191-235.
- Barber, J. 1982. Influence of surface charges on thylakoid structure and function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:261-295.
- Bearden, A.J., and R. Malkin. 1975. Primary photochemical reactions in chloroplast photosynthesis. *Q. Rev. Biophys.* 7:131-177.
- Bearden, A.J., and R. Malkin. 1977. Chloroplast photosynthesis: the reaction center of photosystem I. *Brookhaven Symp. Biol.* 28:247-266.
- Blankenship, R.E., and W.W. Parson. 1978. The photochemical electron transfer reactions of photosynthetic bacteria and plants. *Ann. Rev. Biochem.* 47:635-653.
- Bolton, J.R. 1978. Primary electron acceptors. In R.K. Clayton and W.R. Sistrom, eds., *The Photosynthetic Bacteria*. New York: Plenum Publishing.
- Dutton, P.L., R.C. Prince, D.M. Tiede, K. Petty, K.J. Kaufmann, T.L. Netzel, and P.M. Rentzepis. 1977. Electron transfer in the photosynthetic reaction center. *Brookhaven Symp. Biol.* 28:213-327.
- Fajer, J., M.S. Davis, A. Forman, V.V. Klimov, E. Dolon, and B. Ke. 1980. Primary electron acceptor in plant photosynthesis. *J. Am. Chem. Soc.* 102:7143-7145.
- Feher, G., and M.Y. Okamura. 1978. Chemical composition and properties of reaction centers. In R.K. Clayton and W.R. Sistrom, eds., New York: Plenum Publishing.
- Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.
- Malkin, R. 1982. Photosystem I. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:455-479.
- Malkin, R., and A.J. Bearden. 1979. Iron-sulfur centers of the chloroplast membrane. *Coord. Chem. Rev.* 28:1-22.
- Metzler, D.E. 1977. *Biochemistry*. New York: Academic Press.
- Stryer, L. 1981. *Biochemistry*, 2nd ed. San Francisco: Freeman.
- White, A., P. Handler, E.L. Smith, R.L. Hill, and I.R. Lehman. 1978. *Principles of Biochemistry*, 6th ed. New York: McGraw-Hill.



تنشيت واختزال ثاني أكسيد الكربون
Carbon Dioxide Fixation and Reduction



قطاع عرضي لى ورقة الذرة (Zea mays) يوضح تشريح خلايا الحزمة (التنقية) Kranz anatomy

Courtesy of C.J. Hillson, The Pennsylvania State University.



يتبع إنتاج الـ (ATP) والمرافق، الإنزيمى المختزل (NADP H_2) من التفاعلات الكيميائية - تثبيت CO_2 واختزاله إلى الكربوهيدرات .

ويرجع الفضل إلى ليبج Liebig فى وضع أول نظرية تخص اختزال CO_2 فى التمثيل الضوئى - واقترح ليبج أن الأحماض النباتية plant acids تشكل مركبات وسطية بين اختزال CO_2 والسكريات - ولكن ليبج لم يقدم أى دليلاً تجريبياً يدعم هذه النظرية - والتي طورها نتيجة ملاحظاته فقط - فلقد لاحظ أن الفاكهة أثناء نضجها تكون حامضية أولاً ثم تصبح بعد ذلك ذات طعم سكرى .

وقدم باير Baeyer (1) فى عام ١٨٧٠ م أول نظرية تعارض نظرية ليبج - واقترح باير فى نظريته أن غاز CO_2 يختزل أولاً إلى الفورمالدهيد Formaldehyde ، بعد ذلك يتكاثف الفورمالدهيد Formaldehyde ، ليعطى السكريات - ولقد لاقت نظرية الفورمالدهيد قبولاً عاماً قوياً على الرغم من أنها لم تتل دعماً تجريبياً إلا قليلاً جداً - وفى الواقع فإن الفورمالدهيد يكون ساماً كالعديد من النباتات ولو بتركيزات منخفضة جداً - كذلك وجد بوخناتز Paechnatz (36) أن نبات الألوديا Elodea وطحلب الكلوريللا chlorella ونبات أبو خنجر Tropaeolum ليست لهم المقدرة على استخدام الفورمالدهيد لتكوين السكر بل أنه وجد أن الفورمالدهيد بتركيزات منخفضة تصل إلى ٠,٠٠٣ ٪ يكون ساماً لكل من التنفس والتمثيل الضوئى .

المقتفيات المشعة Radioactive Tracers

دعنا نعود إلى الوراء مع تلك الأبحاث الدراسات المبكرة قبل عهد كالفن Calvin:

من الجدير بالذكر أن « مسلك الكربون فى التمثيل الضوئى » « Path of carbon in photosynthesis » لم يكتشف نتيجة لنظرية واحدة ولكنه ظهر نتيجة للتجارب الدقيقة للعديد من المعامل ، واشتملت هذه التجارب على التحقق والتأكد من وجود كل منتج وسطى فى هذا المسلك أو الطريق من البداية حتى اختزال الغاز إلى سكر ، ولعل مثل هذه التحليلات وبحث هوية أو التركيب الكيميائى لهذه المركبات تشكل مشكلة جسيمة وذلك بسبب الدور المشترك والمزدوج للعديد من النظم الإنزيمية فى عمليتى التنفس والتمثيل الضوئى كذلك بسبب الاختلاط الدائم للمركبات الوسيطة بين عمليتى التنفس والتمثيل الضوئى ، وأصبح من الصعب تحديد انتهاء مركب ما لأى من العمليتين ،

ووعجزت الطرق والأجهزة العلمية في هذا الوقت من حل هذه المشكلة المعقدة . وظهر الاحتياج إلى طريقة لوسم Tagging المركبات ، وذلك في تجربة محددة الوقت - لكنهن حتى يقوم بعملية التمثيل الضوئي ثم تحديد الوضع الصحيح لهذه المركبات الموسومة في سلسلة التمثيل الضوئي .

ويعتبر استخدام الكربون المشع (radioactive carbon) هو أول خطوة على الطريق لحل هذه المشكلة (42, 43, 44) - وأظهرت مثل هذه التجارب أن تثبيت ثاني أكسيد الكربون المشع [$^{14}\text{C O}_2$] في أوراق الشجر وطحلب الكلوريللا يحدث في هذا الضوء والظلام ، وعلى العموم فإن تثبيت CO_2 في الظلام يستمر لفترة ثلاث ساعات فقط ، بعدها لا يحدث التثبيت في أوراق الشجر . ولقد عجز الباحثون الأوائل في الكشف والتحقق من هوية الناتج الأولى initial product لعملية التمثيل الضوئي - ولكنهم تحققوا من أن هذه المركبات تحتوي على مجموعة كربوكسيل تحتوي على أغلب النشاط الإشعاعي . وبسبب قصر النصف - عمر half-life للكربون (^{14}C) وهو في حدود ٢٢ دقيقة . فإن العمل الرائد أو القيادي هؤلاء الباحثين كان محدوداً وقد تم حل هذه العقبة باستخدام نظير الكربون [^{14}C] وهو يقذف أشعة بيتا [B-ray emitter] ونصف - العمر له حوالي ٥٠٠٠ عام (43, 44) . وتوقفت أبحاث « اقترفاء أثر الكربون المشع » أثناء عملية التمثيل الضوئي - أثناء الحرب العالمية الثانية - وبعد انتهاء الحرب نشطت أبحاث استخدام $^{14}\text{CO}_2$. وقدم كل من Calvin & Benson (12) عملهما المشهور وهو التحقق من المركبات الوسيطة في عملية تمثيل وتثبيت CO_2 .

التصوير الإشعاعي الذاتي Radioautograph

وبجانب استخدام النظير المشع [^{14}C] استخدمت كذلك طرق تجمع بين الورق الكروماتوجرافي والتصوير الإشعاعي الذاتي ، وتتيح طرق الورق الكروماتوجرافي الفصل الجيد للكميات الصغيرة من المركبات الوسيطة من بين المعقدات المختلطة ، وتتيح طرق التصوير الإشعاعي الذاتي التحقق من هذه المركبات المفصولة على ورق الكروماتوجراف والتي تحتوي على النشاط الإشعاعي لثاني أكسيد الكربون المشع $^{14}\text{CO}_2$. ويتم ذلك بتعريض ورق الكروماتوجرام لفيلم تصوير حساس ، فيعطى بقاءً عند اتصاله بالأماكن التي تحتوي على النشاط الإشعاعي (الكربون المشع) ، ويتم تحديد حساب الكميات النشطة إشعاعياً بإجراء نفس الطريقة على كميات معروفة ومحددة من الكربون المشع ^{14}C ثم تقارن الكثافة النسبية لكل من التجربة والعينة

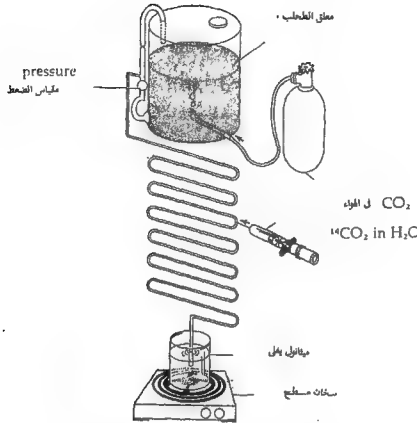
تسلسل تكوين المنتجات Sequence of Product Formation

لقد حل الباحثون أكثر من مشكلة فقد أوجدوا طريقة تسمح بتعريض الطحلب لثاني أكسيد الكربون المشع [$^{14}\text{CO}_2$] لفترة وجيزة جداً وذلك للتحقق من المركبات الموسومة في أولى خطوات تمثيل $^{14}\text{CO}_2$ - ولقد وجد الباحثون حلاً بسيطاً وذكياً لهذه المشكلة فقد وضع معلق الطحلب [الكلوريللا أو سكينيدنمس chlorella or Scenedesmus] في وعاء شفاف وسمح لها أن تقوم بعملية التمثيل الضوئي تحت ظروف ثابتة من الحرارة والضوء ، ودفع غاز CO_2 على هيئة فقاعات في هذا الوعاء تحت الظروف المثالية لكل من درجة الحرارة والضوء ، وبذلك نصل إلى حالة من الثبات تمثيل CO_2 . بعد ذلك تمرر بخلايا الطحلب خلال أنبوبة شفافة ضيقة إلى كأس به ميثانول يغلي وبذلك ينتهي كل النشاط الأيضي .

وحسبت قيمة الوقت اللازم لعبور معلق الطحلب في الأنبوبة لذا حقن $^{14}\text{CO}_2$ في الأنبوبة في أماكن معلومة . فإن وقت تعريض الطحلب للكربون المشع يمكن حسابه ، ويختلف وقت التعريض من دقيقة حتى ١٥ ثانية ، وبعد قتل الطحلب في المستخلص الكحولي . يؤخذ لتحليله بالطرق السابق وصفها .

ولقد وجد أن اندماج الكربون المشع يكون ذا علاقة خطية مع مدة التعريض لغاز $^{14}\text{CO}_2$ - مما يدل على حدوث حالة من الثبات أو الاستقرار steady state لعملية التمثيل الضوئي . وشكل ١٤ - ٢ يوضح منحنياً يمثل الجهاز الذي استعمله كالفن ومساعدوه .

ولقد اتضح أنه إذا تعرض الطحلب لمدة خمس ثوان فقط لغاز $^{14}\text{CO}_2$ فإن أغلب الكربون المشع وجد في حمض ٣ - فسفوجليسيريك 3-phosphoglyceric acid (3PGA) وهو مركب ثلاثي الكربون - زد على ذلك فقد تركز أغلب الكربون المشع في مجموعة الكربوكسيل لهذا الحمض . أما إذا طالت مدة التعريض من ٣ إلى ٩٠ ثانية فإن أغلب الكربون المشع وجد في فوسفات الهكسوز (hexose phosphates) وكذلك في حمض ٣- فسفوجليسيريك (PGA) ، وحيث أن ذرتي الكربون الثالثة والرابعة لفوسفات الهكسوز تحتوي على معظم النشاط الإشعاعي ، فمن المنطقي والمعقول أن نرجح أن هذا النشاط الإشعاعي نشأ من حمض ٣ - فسفوجليسيريك عن طريق ٣ - فسفوجليسيرالدهيد (3-phosphoglyceraldehyde) الذي يمكن أن يتكون منه ، فركتوز ١ ، ٦ - ثنائي الفوسفات (Fructose 1,6- diphosphate) ، وجلوكوز ١ - فوسفات 1-glucose



شكل ١٤ - ٢ : نظام تدفق الطحلب لصريضة لوقت قصير لغاز ($^{14}\text{CO}_2$)

Reprinted with permission from J.A. Bassham et al. 1954. J. Am. Chem. Soc. 76:1760. Copyright by the American Chemical Society.

phosphate - ويتكون النشا والسكروز^(١) من جلوكوز - ١ - فوسفات بطريقة مباشرة . والمرافق المختزل (NADPH_2) هو العامل المختزل أى الذى يقوم باختزال حمض فسفوجليسيريك إلى ٣ - فسفوجليسيرالدهيد فى عملية التمثيل الضوئى .

وعلى الرغم من أن سكر الفركتوز ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات المشتق أو الناتج من دورة كالفن يكون متناظراً فى النشاط الإشعاعى الكربونى لكن فوسفات الجلوكوز المتكون فى التمثيل الضوئى يكون غير متناظر فى النشاط الإشعاعى الكربونى (16, 21) . وبسبب عدم التناظر هذا فى النشاط الإشعاعى الكربونى لفوسفات الجلوكوز - فإن فكرة تكوين فوسفات الهكسوز عن طريق تكثيف فوسفات الترايوز (triose phosphate) رأساً لرأس تبدو متناقضة مع ملاحظة أن سكر الفركتوز ١ ، ٦ ثنائى الفوسفات يبدو أنه يتكون بهذه الطريقة [أى تكثيف فوسفات الترايوز رأساً لرأس] . ويُسمى توزيع

(١) يتكون السكروز كسكر ثنائى من جزئى جلوكوز وجزئى فركتوز مع فقد جزئى ماء أما النشا فيتكون من عدد غير محدود من الجلوكوز .

الكربون المشع الغير متناظر. في جزىء سكر الجلوكوز المتكون في التمثيل الضوئى بتأثير جيبس Gibbs effect وهذا يؤدي إلى الاقتراح أن نصفى جزىء الجلوكوز يشتقان من مصدرين مختلفين من سكرات الترايوز (ثلاثية الكربون) وأن سكر الفركتوز لا يكون أصل. الجلوكوز في التمثيل الضوئى .

المستقبل الأول لثاني أكسيد الكربون Initial Acceptor of Carbon Dioxide

ما هو المركب أو المركبات التى تعطى حمض ٣ - فسفوجليسيريك أو ما هو المركب الذى يعمل كمستقبل أولى لجزىء ثاني أكسيد الكربون ؟ ولقد تحصل كالفرن وينسون على دلائل تشير إلى أن المستقبل الأولى لجزىء ثاني أكسيد الكربون هو مركب خماسى الكربون وهو سكر ريبولوز - ١ - ٥ ثنائى الفوسفات ribulose 1,5- diphosphate (Ru BP) ومن الثابت الآن علمياً أن سكر (Ru BP) أى ريبولوز ١ ، ٥ ثنائى الفوسفات تحدث له عملية كربكسلة Carboxylation ثم ينشق إنزيمياً ليعطى جزئين من حمض الفسفوجليسيريك (PGA) والإنزيم الذى يحفز هذا التفاعل هو إنزيم الكربوكسيلاز الخاص بالسكر (RuBP) أى إنزيم (ribulose biphosphate carboxylase) وهو إنزيم واسع الانتشار فى الأنسجة النباتية التى تحدث بها عملية التمثيل الضوئى .

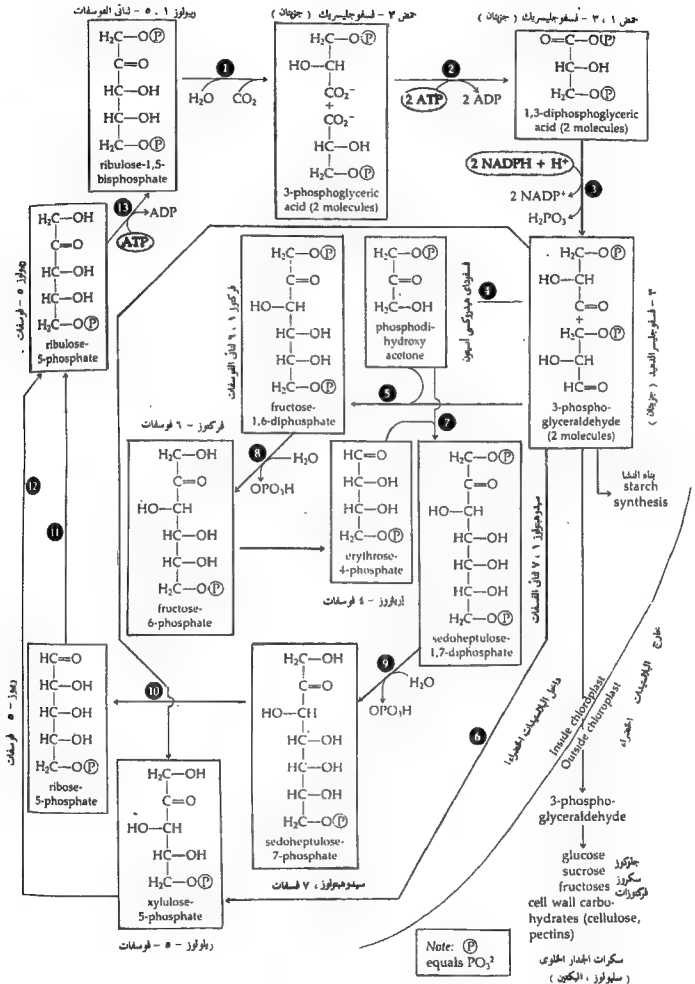
وجاء الدليل القوى على أن سكر (RuBP) هو المستقبل الأول لثاني أكسيد الكربون من دراسة توزيع الكربون المشع تحت ظروف الظلام والضوء . فالتغير من الضوء إلى الظلام يعطى تغيرات معنوية فى تركيز كل من حمض ٣ - فسفوجليسيريك ، وتحدث زيادة واضحة فى كمية حمض ٣ - فسفوجليسيريك ونقص واضح فى كمية سكر (RuBP) وشكل (١٣ - ٣) يوضح هذه العلاقة فى ظروف الإضاءة تحدث حالة الثبات أو الاستقرار steady-state أى أن كلاً من حمض ٣ - فسفوجليسيريك (3 PGA) وسكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائى الفوسفات (RuBP) يتكونان ويتحطمان باستمرار وعند قطع الضوء يترتب على ذلك زيادة واضحة فى كمية الحمض (3PGA) ويدل ذلك على أن كربكسلة هذا الحمض لا تتطلب كلا من [NADPH, ATP] المتكونين فى التفاعلات الضوء كيميائية، ولكن التفاعل الذى يحول حمض ٣ - فسفوجليسيريك إلى ٣ - فسفوجليسيرالدهيد يعتمد اعتماداً كلياً على كل من [NADPH, ATP] وحيث أن هذين المركبين يوجدان بتركيزات صغيرة جداً للغاية . فإننا نعتقد أنهما يستعملان بسرعة كبيرة عندما يطفىء النور . لذلك يستمر تكوين حمض ٣ - فسفوجليسيريك حتى يُستعمل مُستقبل ثاني أكسيد الكربون [أى سكر RuBP] ، وعلى أى الحالات فإن

البنيتوزات Pentoses ، الهبتولوزات heptuloses والتي ينتجها الطحلب تحت الظروف المختلفة من الإضاءة استطاع كالفن ومساعدوه أن يخططوا المسلك الأيضي تثمين ثاني أكسيد الكربون metabolic path of carbon assimilation والذي يعرف بدوره كالفن وبنسون Calvin Benson Cycle (لاحظ شكل ١٤ - ٤) - وكما هو واضح في شكل (١٤ - ٤) فإن كل جزيء من سكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائي الفوسفات ribulose 1,5 diphosphate يثبت جزئياً واحداً من غاز CO_2 مع إضافة الماء وينتج عن ذلك تكوين جزيئين من حمض ٣ - فسفوجليسيريك (3-PGA) - وينتج عن تحويل جزيئين من حمض (3 PGA) إلى حمض ١ ، ٣ - فسفوجليسيريك (1,3 PGA) استهلاك جزيئين من (ATP) يأتيان من تفاعلات الضوء، ويحتاج كذلك تحويل سكر الريبولوز ٥ - فوسفات إلى ريبولوز ١ ، ٥ - ثنائي الفوسفات إلى جزء آخر من (ATP) يأتي من التفاعلات الضوئية أيضاً .

ويتحول جزيء حمض ١ ، ٣ فسفوجليسيريك إلى جزيئين من ٣ - فسفوجليسيرالدهيد - ويحتاج هذا التفاعل إلى جزيئين من [NADPH] . تنتج من التفاعلات الكيميائية، وهكذا فإن كل جزيء من CO_2 يثبت ويختزل في عملية التمثيل الضوئي يلزمه ثلاث جزيئات من [ATP] وجزيئين من [NADPH] يأتون من التفاعلات الكيميائية .

ويحتل مركب ٣ - فسفوجليسيرالدهيد [3 PG ald] مركزاً محورياً في الدورة - وقد ينتقل هذا المركب خارج البلاستيدات الخضراء ويتحول إلى هكسوزات التي تتضمن وتعطى الجلوكوز ، السكروز ، الفركتوزان Fructosans وكربوهيدرات الجدار الخلوي - وربما يتحول إلى نشا داخل البلاستيدات الخضراء عن طريق فوسفات الهكسوز أو ربما يتحول (٣ - فسفوجليسيرالدهيد) إلى الحوض الأيضي (التجمعات الأيضية) metabolic pool .

وحسابياً فإن كل ست جزيئات تنتج من ٣ - فسفوجليسيرالدهيد تستهلك ٩ جزيئات من (ATP) و ٦ جزيئات من (NADPH) ويثبت ثلاث جزيئات من CO_2 - ويدخل جزيء واحد من ٣ - فسفوجليسيرالدهيد من الستة إلى الحوض الأيضي metabolic pool كنتاج صاف وكخام للنظم الأيضية المختلفة - أما الخمسة المتبقية فيحدث لها تحولات داخلية منتجة بذلك سكرات مفسفرة مختلفة تلزم لتخليق ثلاث



شكل ١٤ - ٤ : يوضح دورة كالفن - بنسون وإنزيماتها

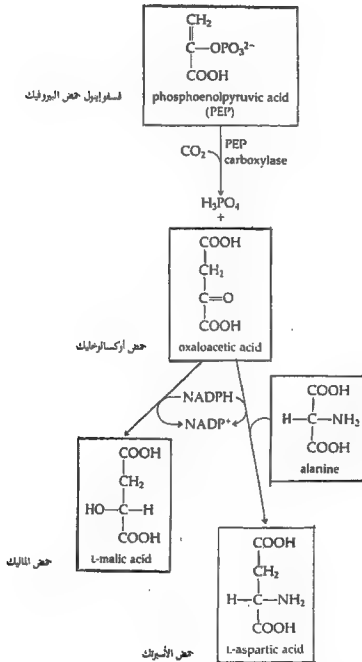
جزئيات من سكر الريبولوز - ٥ فوسفات وهذا السكر يتفاعل مع (ATP) ليعطى سكر الريبولوز - ٥ فوسفات وهذا السكر يتفاعل مع (ATP) ليعطى سكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائي الفوسفات وهو الذى يستقبل CO_2 لتبدأ الدورة من جديد . وظل الاعتقاد لفترة من الزمن أن دورة كالفن وبنسون هى الدورة الأساسية الوحيدة التى تُثبت بها النباتات غاز CO_2 . لذا تسمى النباتات التى تستخدم سكر (RuBP) كمستقبل أول لثنائي أكسيد الكربون - وتعطى مركباً ثلاثي الكربون (حمض ٣ - فسفوجليسريك) أى (3 PGA) - بنباتات كـ ٣ [C₃ plants] ولكن كما سنوضح بعد ذلك ، توجد العديد من النباتات تثبت الكربون بطريقة أخرى .

نباتات ك٤ وتثبيت ثنائي أكسيد الكربون (طريق ومسلك هاتش - سلاك)

C₄ Plants and Carbon Dioxide Fixation "Hatch- Slack Pathway"

في بعض النباتات خصوصاً الاستوائية - يتركز أغلب الكربون المشع [^{14}C] ، بعد التعريض لفترة وجيزة لغاز كـ $^{14}\text{CO}_2$ ، في حمض المالك malic acid وحمض الأسبرتيك aspartic acid (17, 18, 23) . كذلك توجد كميات صغيرة جداً من الكربون المشع في حمض ٣ - فسفوجليسريك مما يدل على أن هذا الحمض لا يشكل المركب الأول المبدئي لتثبيت CO_2 . هذا بالإضافة إلى أن إنزيم كربوكسيليز سكر الريبولوز ثنائي الفوسفات لا يكون موجوداً في هذه النباتات (Ribulose Biphosphate Carboxylase) وهذا الإنزيم كما هو معروف هو المسئول عن كربكسلة سكر (RuBP) ونكرر أن هذا الإنزيم لا نشاط له في أنسجة الميزوفيل (النسيج الوسطى) لأوراق هذه النباتات لكن وجود الإنزيم الذى يحفز تكوين فسفوانيل حمض البيروفيك $\text{phospho enolpyruvic acid}$ [PEP] من حمض البيروفيك pyruvic acid وجزء (ATP) وهو إنزيم كينيز فوسفات حمض البيروفيك $\text{pyruvate phosphate kinase}$ ولقد وجد هذا الإنزيم بكميات وافرة في هذه النباتات (48) . وترجع أهمية هذا الإنزيم إلى أنه يسبب تراكم (PEP) فسفوانيل حمض البيروفيك والذى تحدث كربكسلته ليعطى حمض الأوكسالوخليك oxaloacetic acid . وأولى خطوات هذه الدورة بدأها كل من كورتشاك وهارت ، وبار ، Kortschak, Hartt & Barr (23) ولقد أقاموا الدليل على أن نباتات قصب السكر تثبت CO_2 في أحماض الأسبرتيك ، والمالك . ثم أكمل الأبحاث كل من هاتش وسلاك Hatch & Slack (17, 18) : - وأهم ما توصلوا إليه أنهما أوضحا عدم استقرار أو ثبات حمض الأوكسالوخليك الموسوم oxaloacetic acid وهو أول ناتج لعملية كربكسلة فسفوانيل حمض البيروفيك labeled

(PEP) بعد ذلك اقترح هذان العالمان مساراً جديداً لتثبيت عن طريق كربوكسلة فسفوانيل حمض البيروفيك - وبما أن المنتجات تكون مركبات رباعية الكربون وهي حمض الأوكسالوخليك ، حمض المالك وحمض الأسبرتيك aspartic acid لذا تسمى هذه النباتات التي تحدث بها هذه الطريق من تثبيت CO_2 بنباتات C_4 [C₄ plants] لاحظ شكل (١٤ - ٥) .



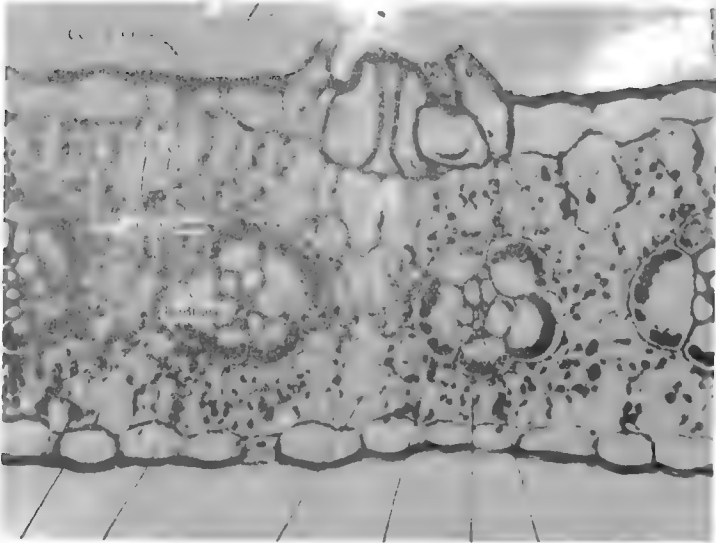
وتشرح أوراق هذه النباتات (نباتات ك٤) تحمل ملامح تبدل على أيض المركبات رباعية الكربون [C₄ metabolism] - فهذه الأوراق لا تشبه تشريحياً أوراق نباتات ك٣ [C₃ plants] والتي تثبت CO₂ عن طريق دورة كالفن وبنسون فقط ، وتمتيز أوراق نباتات ك٤ والتي يحدث بها دورة Hatch & Slack بأن الحزم الوعائية الورقية تحاط بغلاف من الخلايا البرانشيمية تسمى غلاف الحزمة (bundle sheath) ويحيط بغلاف الحزم الخلايا المفككة للنسيج الأسفنجي (النسيج الوسطى) - ويسمى غلاف الحزمة المحكم الترتيب باسم الضفيرة [Kranz] وهى كلمة ألمانية. تعنى كورونة الزهور أو ضفيرة الزهور التى تقدم أمام الموق (تعرف انجليزياً "Wreath") - والصفائر تعتبر من الخصائص التشريحية لنباتات ك٤ مثل قصب السكر والسورجم (الذرة الرفيعة) والذرة maize - والعديد من نخيليات وعشيبات المناطق الاستوائية ، وكذلك العديد من الأنواع النباتية الأخرى [لاحظ شكل ١٤ - ٦] .

كذلك توجد فى أوراق هذه النباتات (نباتات ك٤) والتي تحدث بها دورة هاتش - سلاك - نوعين من البلاستيدات الخضراء - ففى داخل غلاف الحزمة الوعائية توجد ابلاستيدات خضراء كبيرة - وعادة ينقصها البذيرات (الحبوب) grana ، وتحتوى على العديد من حبيبات النشا . أما خلايا النسيج الوسطى فتحوى على بلاستيدات خضراء أصغر وذات بذيرات (حبوب) واضحة محددة well-defined grana . ولكنها لا تراكم النشا . لاحظ شكل (١٤ - ٧)

وتتميز خلايا النسيج الوسطى لنباتات ك٤ بالنشاط العالى لإنزيم phosphoenol pyruvate Carboxylase - وهذا الإنزيم يحفز تثبيت CO₂ مع الفسفواينول حمض البيروفيك [PEP] ليعطى حمض الأوكسالوخليك oxaloacetic acid . وعلى النقيض من ذلك فإن خلايا غلاف الحزمة (الضفيرة) تتميز بالنشاط العالى لإنزيم (RuBP carboxylase) كربوكسيليز سكر الريبيلوز ثنائى الفوسفات والإنزيمات الأخرى الخاصة بدورة كالفن وبنسون . وتوفّر أدلة الآن تدل على أن أوراق نباتات ك٤ مقسمة إلى أقسام أو أجنحة وكل قسم له عمل خاص بتثبيت CO₂ - فمثلاً البلاستيدات الخضراء للنسيج الوسطى التى تقوم بتثبيت CO₂ عن طريق أو من خلال دورة هاتش - سلاك . أى الأحماض رباعية الكربون [C₄ acids] . بينما تقوم البلاستيدات الخضراء لغلاف الحزم بتكوين السكريات المفسفرة والنشا ، ويوضح شكل (١٤ - ٨) العلاقات التشريحية وتسلسل التفاعلات فى نباتات C₄ - ويلاحظ فى هذا الشكل مسارات التخليق ونزع مجموعة

لمجرة تحت النخلة (لمجرة النخلة)

vity (أى حجرة تحت النخلة)



الكربونيك (الأسم

المجرة السفلى

خلايا النسيج الوسطى

غلاف الخزمة

الخشب

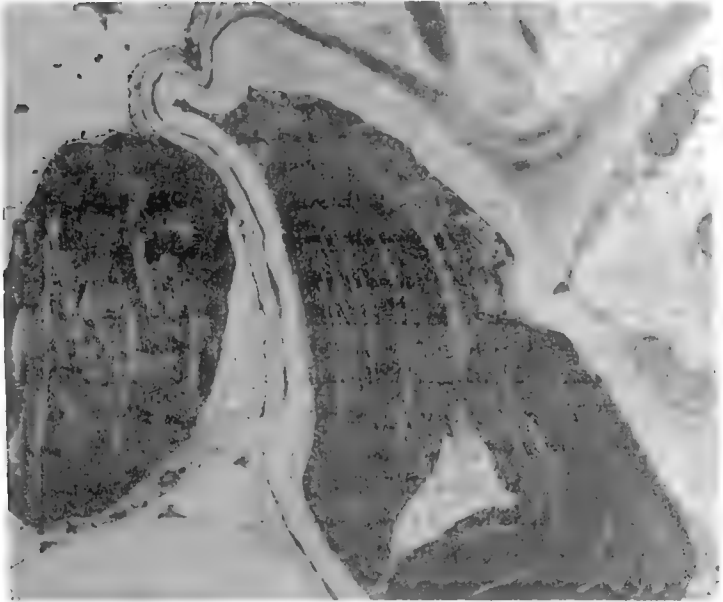
الغشاء

المجرة السفلى (الغشاء)

شكل ١٤ - ٦ : قطاع عرضي في ورقة المذرة يوضح تشريح النخلة (Kranz) الأمل أو النموذجي - وتسمى خلايا الخزمة وهو يتكون من خلايا برانشيمية محكمة الترتيب تحيط بكل خزمة وعالية - وغلاف الخزمة لا يتعرض للحر - وقع النخلة بين العروق وبذلك تساهم في تخفيض التفس الضوئي .

Courtesy of C.J. Hillson, The Pennsylvania state University.

الكربوكسيل decarboxylation لنواتج عملية تثبيت CO_2 [أى حمض المالك ، الأسيتيك] . ومن المعروف أن النباتات تنتج إحدى هذين الحمضين كمنتج أساسي

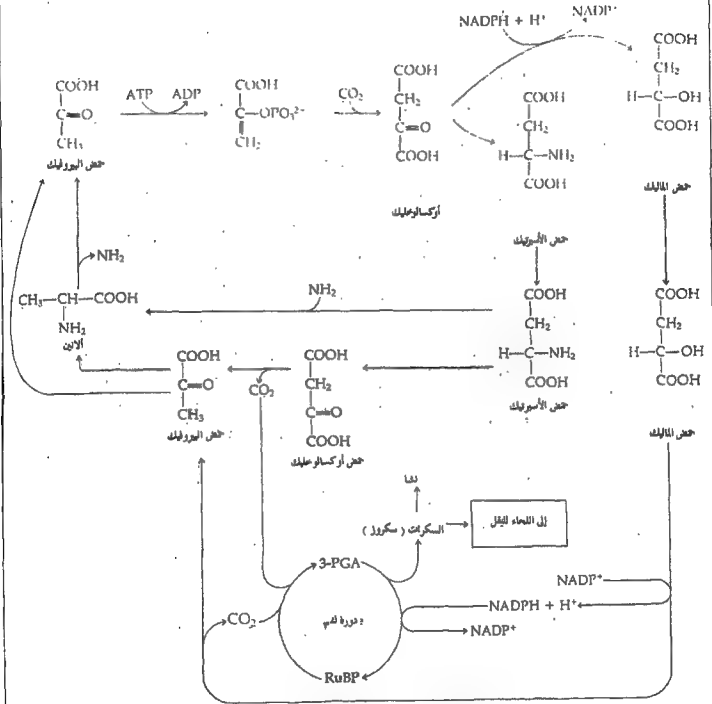


شكل ١٤ - ٧ : قطاع في ورقة قصب السكر - يوضح بلاستيدة خضراء لغللاف الحزمة (الصفيرة) في الجهة اليمنى - كذلك بلاستيدة خضراء للنسيج الوسطى - في الجهة اليسرى - لاحظ وفرة البذيرات (grana) في البلاستيدة الخضراء للنسيج - قوة التكبير $\times 74000$ مرة .

Photo courtesy of W.M. Laetsch, University of California, Berkeley.

لمسار هاتش سلاك^١، وينتقل أحد هذين الحمضين من خلايا النسيج الوسطى إلى البلاستيدات الخضراء لغللاف الحزمة حيث عملية نزع مجموعة الكربوكسيل، ويحرر CO_2 في هذا التفاعل، ويدخل دورة كالفن - بنسون - ويكون نتيجة ذلك هو إنتاج لسكرات المفسفرة، السكروز، النشا، والظاهرة الغريبة أن النباتات تكون ذات

الفاعلات التي تحدث في البلاستيدات الخضراء للتسبيح الوسطي



الفاعلات التي تحدث في البلاستيدات الخضراء لإنتاج الجلوكوز

شكل ١٤ - ٨ : مسارين لدورة C_4 للتمثيل الضوئي يعتمد على إنتاج حمض المالك أو إنتاج حمض الأسبريك .

نشاط تمثيل ضوئي عالي (أي إنتاج السكريات المفسفرة) ، وذلك لأن إنزيم كربوكسيليز سكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائي الفوسفات (RuBP carboxylase) ذو ميل ضعيف للارتباط

بمادة تفاعله وهى سكر (RuBP) - ولكن بزيادة تركيز CO_2 نتيجة لنشاط إنزيم كربوكسيليز فسفوانيدول حمض البيروفيك PEP carboxylase يعوض الميل الضعيف لارتباط إنزيم RuBP carboxylase لسكر (RuBP) - زد على ذلك فإن مكان إنزيمات دورة كالفن - بنسون تكون موجودة فى خلايا غلاف الحزمة (الضفيرة) وبذلك يتكون النشا فى غلاف الحزمة ، ومثل هذا النوع من التقسيم فى العمل يولد حالة مواتية وفعالة لتحويلات المواد الكربوهيدراتية ، ويمثل وكأنه ميناءاً لتحميل وتصدير السكرور إلى اللحاء .

الأبيض الحمضى للنباتات العصارية المتشحمة (الأبيض الحمضى التشحمى)

Crassulacean Acid Metabolism

بعض النباتات مثل الودنة Kalanchoe والصبار (الأجاف Agave) والحى شلم (السادوم) Sadum والتي تنمو فى البيئة الحمضية ستكون سيقانها لحمية ويكون معدل النتج من الأوراق منخفضاً . لذا تسمى بالنباتات العصارية Succulents ، وكثير من هذه النباتات العصارية تكون نباتات لك ، والتي تثبت CO_2 فى حمض المالك ، ولكن هذه النباتات ليس لها التركيب التشريحي الخاص بنباتات C_4 أى غلاف الحزمة أو الضفيرة kranz anatomy .

ومن الجدير بالذكر أن العلماء عرفوا قبل اكتشاف أبيض C_4 فى نباتات قصب السكر . إن النباتات العصارية من عائلة (rassulaceae) أثناء تثبيتها لغاز CO_2 تتكون حموضة أو عبارة أخرى يرافق التمثيل الضوئى تكوين حموضة (أى تكوين أحماض رباعية الكربون) C_4 acid formation ومن ثم سميت العملية «الأبيض الحمضى للنباتات العصارية المتشحمة» Crassulacean acid metabolism وبخلاف نباتات C_4 الأخرى . فإن النباتات العصارية المتشحمة تثبت CO_2 أثناء الليل . لأن ثغور هذه النباتات تكون مغلقة بالنهار ومفتوحة بالليل ، وبسبب هذا العامل وظروف الليل البيئية وما تسببه من انخفاض فى معدل النتج . فإن هذه النباتات [CAM plants] لها المقدرة على العيش فى الصحراء والمناطق القاحلة .

ولقد أوضح ليتش (26) Leutsch أن نسبة المساحة السطحية إلى الحجم تكون منخفضة فى هذه النباتات ، وتعتبر هذه صفة تركيبية مهمة للاحتفاظ بالماء ولكنها ليست ضرورية للتبادل الغازى الفعال ، وتوجد هذه النباتات فى مناطق تتبادل فيها فترات الجفاف

والمطر . ويجب أن نتذكر مرة ثانية أن تثبيت غاز CO_2 يحدث في الظلام وتكون الحموضة (acidification) ، ويحدث تكوين المواد الكربوهيدراتية أثناء النهار (التخلص من الحموضة) deacidification على الأرجح في داخل خلايا النسيج الوسطى mesophyll cells ، أو بعبارة أخرى أن هذه النباتات لا يحدث بها تقسيم العمل بين الأنسجة [أى دورة ك٣ لا تحدث في خلايا غير التي تحدث فيها ك٤] ، كما يحدث عادة في نباتات ك٤ السابق الإشارة إليها . وربما يرجع تقسيم العمل بين الخلايا والأنسجة النباتية في نباتات ك٤ إلى الارتباط بمعدل النمو السريع في هذه النباتات والذي يكون أساسياً للتنافس بين هذه النباتات ونباتات البيئة المتوسطة mesophytes خصوصاً في مواسم توفر الماء - زد على ذلك أن المقارنة بين نباتات التمثيل الحامضي (C_3 , C_4 , CAM) تظهر تشابهاً و فروقاً أخذت بين هذه الطرز المختلفة (لاحظ جدول ١٤ - ١)

جدول ١٤ - ١ خصائص وملامح التمثيل الضوئي لنباتات C_3 و C_4 والتمثيل الحامضي (CAM)

Features	C_3	C_4	CAM
Kranz anatomy	No	Yes	No
CO_2 acceptor	RuBP	PEP	PEP
CO_2 fixation product	3-PGA	Oxaloacetic acid C_4 acids	Oxaloacetic acid and other C_4 acids
Carboxylase	RuBP carboxylase	PEP carboxylase; RuBP carboxylase	PEP carboxylase; RuBP carboxylase
CO_2 fixation*	Light*	Light*	Darkness: C_4 cycle; light: C_3 cycle
O_2 inhibition of photosynthesis	Yes	No	Yes
Chloroplasts	One structure	Two structures	?
Photorespiration	High	Low (bundle sheath cells only)	Very low
Transpiration	High	Low	Very low
Productivity	Low to high	High	Low to high
CO_2 compensation point	High (25-100 ppm)	Low (0-10 ppm)	Low (0-5 ppm)
Temperature (30-40°C) effect on CO_2 uptake	Inhibits	Promotes	Promotes

* على الرغم من أن تثبيت CO_2 قد يحدث في الظلام إلا أن الكمية المثبتة من الغاز في الضوء تكون كبيرة بسبب وفرة وجود الـ NADPH, ATP الناتجان من تفاعلات الضوء - كذلك انفتاح الثغور في الضوء مما يسهل التبادل الغازي .

العوامل المؤثرة على عملية التمثيل الضوئى

Factors Affecting Photosynthesis

تشبه عملية التمثيل الضوئى العمليات الكيميائية وفسولوجية الأخرى حيث تتأثر بالعوامل البيئية المحيطة بها . وتبعاً لنظرية الثلاث نقط أو الثلاث قيم الأساسية three cardinal points التى اقترحها ساكس فى عام ١٨٨٠ م - توجد قيمة صغرى minimum ومثل optimum وعليا maximum لكل عامل يؤثر على عملية التمثيل الضوئى . فمثلاً لكل نوع نباتى درجة حرارة صغرى أو دنيا تحتها لا تحدث عملية التمثيل الضوئى ، ودرجة حرارة مثلى عليها يحدث أقصى معدل للتمثيل الضوئى ، ودرجة حرارة قصوى أو عظمى فوقها لا تحدث عملية التمثيل الضوئى . يوضح شكل (٩ - ١٤) هذه العلاقة بيانياً - وعندما طبق العلماء هذه النظرية على التمثيل الضوئى ، وجدوا تذبذباً (تقلباً) فى القيم أو النقط المثلى optimums - فقد وجد العلماء اختلاف التركيز الأمثل من CO_2 من تجربة إلى أخرى دون ملاحظة تغير الظروف الخاصة بالضوء والحرارة فى هذه التجارب



شكل ٩ - ١٤ : نظرية النقط أو القيم الثلاثة الأساسية .

وبالطبع لا يمكن أن يتعامل الباحثون مع العوامل الخارجية التى تؤثر على التمثيل الضوئى بمفردها أى كل عامل بمفرده ولكن لا بد أن يؤخذ فى الاعتبار علاقة العوامل بعضها مع بعض .

وظلت المشكلة حتى أوائل القرن العشرين حين اقترح بلاكمان Blackman نظرية العوامل المحددة principle (theory) of limiting factors وهى محورة من قانون الغلة

المتناقضة لليبيج *liebig's law of the minimum* وتقول نظرية العوامل المحددة يتحدد معدل العملية التي يتحكم فيها أكثر من عامل بأقل هذه العوامل أو بمعنى آخر عندما تتوقف سرعة عملية ما على عدد من العوامل فإن سرعة هذه العملية تتحدد بأبطأ هذه العوامل سرعة .

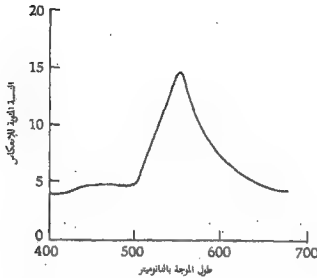
ففي حالة التركيزات المنخفضة من العامل المحدد ، توجد علاقة تناسب طردية بين معدل العملية وكمية العامل المحدد ، ولكن في حالة التركيزات العالية من هذا العامل - لا توجد مثل هذه العلاقة . وترجع أهمية مساهمة بلاكان العلمية في أنه اكتشف أن تأثير العوامل الخارجية التي تؤثر على معدل عملية التمثيل الضوئي يمكن قياسها كل عامل على حدة (فردياً) وذلك في مجال حدود معينة أى يكون تأثير هذه العوامل تقريبياً .

وأهم العوامل التي تؤثر على معدل التمثيل الضوئي هي الضوء ؟ درجة الحرارة ؟ والماء والعناصر الغذائية .

الضوء Light

يستطيع النبات أن يمتص ويستخدم جزءاً بسيطاً من الإشعاع الكهرومغناطيسي الساقط على الورقة وكما هو معروف أن لكل صبغة طيف امتصاص خاص ، وإذا فحصنا أطيايف الامتصاص للصبغات الكبرى في الورقة [كلوروفيل أ ، ب ، بيتا - كاروتين] - نستطيع أن نفهم بسهولة لماذا يكون لون الأوراق أخضر - وحيث أن الكلوروفيل له ذروات امتصاص في مناطق الضوء الأحمر والأزرق من الطيف المنظور أو المرئي . كذلك البيتتا - كاروتين له ذروة امتصاص في المنطقة الزرقاء . لذلك يكون معظم الضوء المنعكس يكون في المنطقة الخضراء ، معطياً بذلك الأوراق لوناً أخضراً . وأظهرت أبحاث بلنجس وموريس Billings & Morris (5) على وجود ذروة انعكاس (reflectance peak) على موجة طولها ٥٥٠ نانوميتر - وعلى هذه الموجة ينعكس حوالي ١٥٪ من الضوء الساقط على الأوراق (لاحظ شكل ١٤ - ١٠)

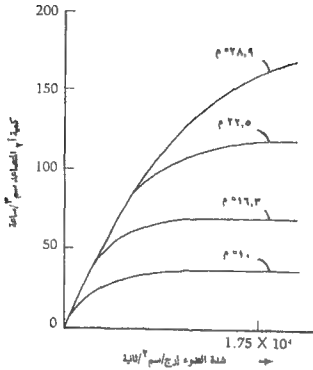
ويحدث ارتفاع حاد في نسبة الانعكاس يبدأ على موجة طولها ٦٧٥ نانوميتر ويصل إلى مسطح plateau على موجة طولها ٧٢٥ نانوميتر ، وعلى هذا المسطح plateau ينعكس حوالي ٥٠٪ من الضوء الساقط ، وبصفة عامة فإن خواص الانعكاس العامة تكون واحدة تقريباً لجميع الأوراق الخضراء ، وعلى أى الحالات فالبيئة المحيطة بالورقة وخواص سطحها تؤثر على كمية الضوء المنعكسة - فمثلاً نجد زيادة النسبة المثوية للانعكاس إلى



شكل ١٤ - ١٠ : النسبة المئوية للإعكاس لأوراق اليلج lilac (*Syringa vulgaris*)

From W. Billings and R. Morris. 1951. Am. J. Bot. 38: 327.

٢٦,٦٪ على الموجة ٥٥٠ نانومتر في البيئة التي تسمح بالتعرض للضوء بدرجة كبيرة مثل الصحراء . كذلك نجد نسبة امتصاص أكبر في الأوراق السمكية ، ونسبة أقل من الضوء النافذ transmitted light [وهو الضوء الذي يمر بالكامل خلال الأوراق] - وذلك بالمقارنة بالأوراق الرقيقة - ويبلغ متوسط الضوء النافذ أو المار خلال الأوراق الخضراء حوالى ١٠٪ من الضوء الأبيض الساقط والخالى من الأشعة تحت الحمراء (38) والأوراق بصفة عامة تكون منفذة للأشعة تحت الحمراء والأشعة الحمراء البعيدة (40) Far-red light . وعلى ذلك فقد وجد الباحثون أن متوسط إنفاذ الأوراق يكون في حدود ٢٥ - ٣٥٪ من ضوء الشمس الساقط بما في ذلك الأشعة تحت الحمراء infrared وتوجد علاقة مباشرة بين معدل التمثيل الضوئى وشدة الإضاءة بشرط عدم وجود عامل آخر محدد للعملية . فإذا رسمنا رسماً تخطيطياً يوضح العلاقة بين معدل التمثيل الضوئى وشدة الضوء ، فإننا نجد علاقة مباشرة طردية على درجات شدة الإضاءة المنخفضة ، فإذا زيدت شدة الإضاءة ، فإن معدل العملية يقل بسبب وجود بعض العوامل المحددة الأخرى ، أو بسبب التأثيرات الضارة لشدة الإضاءة العالية . كذلك بسبب الوصول إلى نقطة التشبع point of saturation والتي عليها يظل معدل التمثيل الضوئى ثابتاً ويوضح شكل (١٤ - ١١) العلاقة بين معدل التمثيل الضوئى وشدة الضوء على مستويات مختلفة من درجات الحرارة .

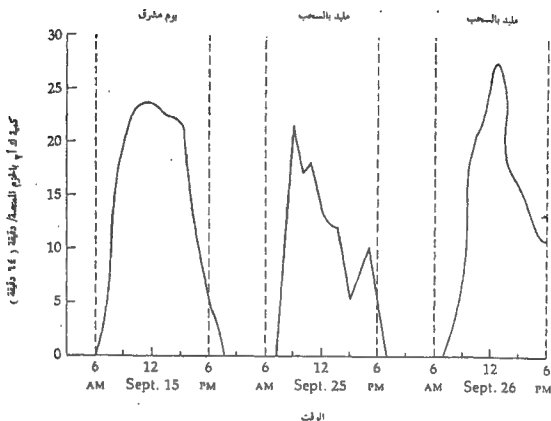


شكل ١٤ - ١١ : تأثير زيادة شدة الإضاءة على معدل التمثيل الضوئي لطحلب الكلوريللا - عند درجات حرارة مختلفة .

From E. Wassink et al. 1937. Enzymologia 5: 100.

ومن الجدير بالذكر أن معظم القياسات التي أجريت عن معدل التمثيل الضوئي على شدة الإضاءة المختلفة قد تمت، تحت الظروف المعملية . ولكن عند إجراء هذه الدراسة تحت الظروف الحقلية الطبيعية فلا بد من الأخذ في الاعتبار بعض المتغيرات فمثلاً في ظروف اليوم المشرق المشمس ، فإن تركيز CO_2 في الجو يكون هو العامل المحدد للعملية وليست شدة الإضاءة ، ولكن في الأيام ذات السحب المعتمة فإن الضوء ربما يكون هو العامل المحدد (شكل ١٤ - ٢) .

ويجب أن يؤخذ في الاعتبار متغيراً آخر وهو تظليل النباتات لبعضها أو حتى تظليل الأوراق الخارجية للداخلية للشجرة الواحدة . وكما سبق أن ذكرنا فإن الأوراق تنفذ الأشعة دون الحمراء ، لذا فإن النباتات التي تنمو في أرضية الغابة يصلها ضوءاً غنياً بالأشعة الطويلة وذا شدة ضعيفة مما يجعل الضوء هو العامل المحدد تحت هذه الظروف .



شكل ١٤ - ١٧ : التمثيل اليومي لغاز CO_2 في ثلاثة أيام للبرسيم الحجازي alfalfa - يوم ١٥ سبتمبر كان مشرقاً - يوم ٢٥ سبتمبر ، يوم ٢٦ سبتمبر كان مليداً السُحب - AM = قبل الظهر ، PM = بعد الظهر .

Reprinted by permission from M.D. Thomas and G.R. Hill, 1949. In J. Franck and W.E Loomis, eds., *Photosynthesis in Plants*. Ames: Iowa State University press.

ولقد درس هينيك وشيلدرز Heinicke & Childers (19) معدل التمثيل الضوئي لشجرة تفاح تحت الظروف الطبيعية ، ووجدوا أن معدل التمثيل الضوئي يزداد بصفة ثابتة وذلك بزيادة شدة الإضاءة حتى تصل إلى شدة ضوء الشمس الكامل . كذلك وُجد أن شدة الإضاءة المساوية لربع شدة إضاءة الشمس الكاملة في موسم الصيف (٢,٥٠٠ - ٣,٠٠٠ شمعة/قدم) تكفي للحصول على أقصى معدل للتمثيل الضوئي لورقة واحدة من نبات الذرة (54) . وبدون شك فإن الاحتياج إلى شدة إضاءة أعلى من ذلك ، للحصول على أقصى معدل للتمثيل الضوئي للشجرة الكاملة أو النبات الكامل يرجع إلى عدم حصول الأوراق الداخلية على الإضاءة الكاملة . ومن الجدير بالذكر أن الأوراق تفقد من ٩٠ - ٩٥% من الضوء الممتص على هيئة حرارة ، والجزء المتبقى هو الذي يستغل في التفاعلات الكيميائية الضوئية .

وتختلف النباتات فيما بينها في كمية الطاقة الإشعاعية اللازمة لتوازن التمثيل الضوئي مع التنفس ، وكثافة الضوء التي يتساوى فيها استغلال كمية CO_2 المنطلقة من التنفس

مع كميته المستعملة في التمثيل الضوئي تُسمى بنقطة التعويض الضوئي Light Compensation point ونقطة التعويض الضوئي تختلف من نوع إلى آخر ، ويجب أن يتجاوز النبات هذه النقطة لكي يعيش وينمو ويتطور .

وتختلف شدة الضوء المثل اختلافاً كبيراً تبعاً للأنواع النباتية . فمثلاً تنمو نباتات الظل shade plants في الأماكن المظلمة بينما بعض النباتات الأخرى تحتاج إلى التعرض لضوء الشمس الكامل (النباتات المشمسة sun plants) وعلى النقيض من نباتات الشمس (تشمل العديد من نباتات المحاصيل) فإن نباتات الظل ذات نقطة تعويض منخفضة جداً ، وتقوم بعملية التمثيل الضوئي بمعدل تحت على شدة الإضاءة المنخفضة - وهذا يدل على تشبع النظم الضوئية photosystems تحت شدة إضاءة منخفضة بالمقارنة بنباتات الشمس .

وبعض النباتات تتكيف للمعيشة في الظل مثل صنوبر تدا Pinus taeda (6) ، فبادرات هذا النوع تتكيف للظل عندما تنمو تحت مظلة الأشجار الكبيرة في حين أن البادرات الكبيرة والأشجار الصغيرة لا تملك المقدرة على أن تعيش تحت نفس الظروف .

وتتميز أوراق نباتات الظل بخصائص مورفولوجية وتشريحية عن نباتات الشمس ، وكما هو متوقع فإن النباتات التي تنمو تحت مظلة الغابة forest canopy تكون أوراقها رقيقة وذات مساحة سطحية كبيرة وتحتوى على كلوروفيل أكثر بالمقارنة بأوراق نباتات الشمس ، وتتميز نباتات الظل كذلك بسيقانها الطويلة ونموها الموجه للضوء .

ومن المهم أن نلاحظ أن نباتات كـ ٤ والتي يكون أغلبها نباتات شمس sun plants أى لها نقطة تعويض عالية . هذه النباتات تظهر معدلاً عالياً من التمثيل الضوئي تحت ظروف الإضاءة الملائمة ، وعلى النقيض من ذلك فإن نباتات كـ ٣ تكون نقطة تشبعها على شدة إضاءة تساوى نصف شدة إضاءة ضوء الشمس الكامل ، وعلى الرغم من أننا لا نعرف السبب في هذا الاختلاف ولكن يمكن فهمه على أسس فهمنا لفسيولوجيا نباتات كـ ٤ ، كـ ٣ .

ويرجع الاختلاف كما نتوقع إلى كفاءة التمثيل الضوئي photosynthetic efficiency التي تتميز بها نباتات كـ ٣ - والتي تتعلق بدرجة التشبع العالية لنظم جمع الطاقة الضوئية وكذلك إلى العلاقة الحجمية لمراكز التفاعل بالنسبة لحجم الوحدة التمثيلية photosynthetic unit size (PSU) وحجم الوحدة الضوء تمثيلية يكون صغيراً في نباتات

كـ ونباتات الشمس ولكنه أكبر في نباتات كـ ونباتات الظل .

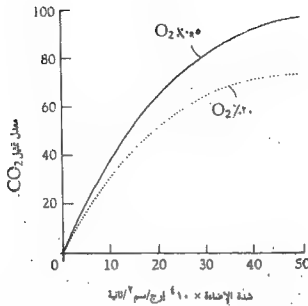
وكما هو معروف إذا زادت شدة الضوء الساقط على الأوراق عن حد معين فإن الكلوروفيل يتأكسد ضوئياً (photo oxidation) وتعرف هذه الظاهرة كذلك باسم التشميس solarization وتعتمد ظاهرة التشميس (الأكسدة الضوئية) على وجود O_2 - وتظهر بوضوح عند نقل نباتات الظل إلى ضوء الشمس الكامل فتصبح الأوراق مصفرة ثم تموت . والتفسير الوحيد لهذه الظاهرة هو أن جزيئات كثيرة جداً أكثر من اللازم من الكلوروفيل تثار بالطاقة الضوئية وفي وجود O_2 فإنها تصبح قابلة للأكسدة (22, 49, 58) ومن المعروف أن وجود الكاروتنويدات و CO_2 يؤثران على درجة الأكسدة الضوئية فغاز CO_2 يثبط الأكسدة الضوئية ، ولقد وجد أن زيادة تركيزه تؤدي إلى رفع شدة الإضاءة التي تحدث عليها الأكسدة الضوئية (20) . كذلك تلعب الكاروتنويدات دوراً واقعياً واقترح بعض الباحثين (15) أن الكاروتنويدات تعمل كمواد مضادة للأكسدة antioxidants أى لها أفضلية التفاعل مع O_2 النشط - كذلك قد تمتص الكاروتنويدات الطاقة الضوئية وتصرفها (تحولها) عن الكلوروفيل عن طريق تشتيتها كحرارة . لذا فإن الكاروتنويدات تعمل كقناة Channel لتصريف الطاقة الزائدة التي امتصت بجزيئات الكلوروفيل .

وعلى الرغم من أن الكاروتنويدات تلعب دوراً مهماً في وقاية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية إلا أن العديد من نباتات الظل ما زالت لا تقى نفسها من ضوء الشمس الكامل .

الأوكسيجين ونظيت التمثيل الضوئي والتنفس الضوئي

Oxygen and Inhibition of Photosynthesis and Photorespiration

في عام ١٩٢٠ م نشر العالم الألماني الشهير فاربرج Warburg تقريراً يعتبر أن O_2 يثبط عملية التمثيل الضوئي ، وعلى الرغم من أن العملية اكتشفت في الطحالب أولاً - إلا أن هذه الظاهرة منتشرة في النباتات الأرضية - وفي الواقع فإن تركيز O_2 الجوى يكون مثبطاً للتمثيل الضوئي . وأظهرت أبحاث مك إليستر ومايرز McAlister & Mayers (28) تأثير التركيز المنخفض والمرفوع للأوكسيجين على عملية التمثيل الضوئي (شكل



شكل ١٤ - ١٣ : تأثير تركيز O_2 على معدل عملية التمثيل الضوئي لنباتات القمح على درجات مختلفة من شدة الإضاءة .

From E. McAllister and J. Myers. 1940. Smithsonian Miscellaneous Collections 99, no. 6.

ولم يفهم تأثير فاربورج Warburg effect أو تثبيط التمثيل الضوئي بالتركيزات العالية من O_2 حتى عام ١٩٦٠ م . على الرغم من أن الباحثين قد تقدموا بالعديد من الاقتراحات لتفسير هذه الظاهرة . وأحد هذه الاقتراحات أن O_2 يشجع التنفس ، وبذلك يتنافس كف من التنفس والتمثيل الضوئي على المركبات الوسيطة اللازمة لكلتا العمليتين . أما الاقتراح الثاني فيقول أن كلاً من O_2 ، CO_2 يتنافسان على الهيدروجين وبذلك يختزل الأوكسيجين بدلاً من CO_2 (15) .

وأظهرت الأبحاث التي أجريت من عام ١٩٦٠ م - ١٩٧٠ م ، أن معدل التنفس إذا قيس باستهلاك O_2 أو خروج CO_2 - لنباتات كـ٣ في الضوء كان ضعف معدل تنفسها في الظلام . كذلك فقد لاحظ الباحثون أن هذا [التنفس الضوئي] light respiration كان مشابهاً للتنفس الهوائي والذي يحدث في العديد من النباتات والحيوانات والذي يتميز باستهلاك CO_2 وخروج CO_2 ، ولكن في حالة التنفس الضوئي لا يحدث تحرر للطاقة (لا يحدث تكوين جزيء ATP من عملية الفسفرة) .

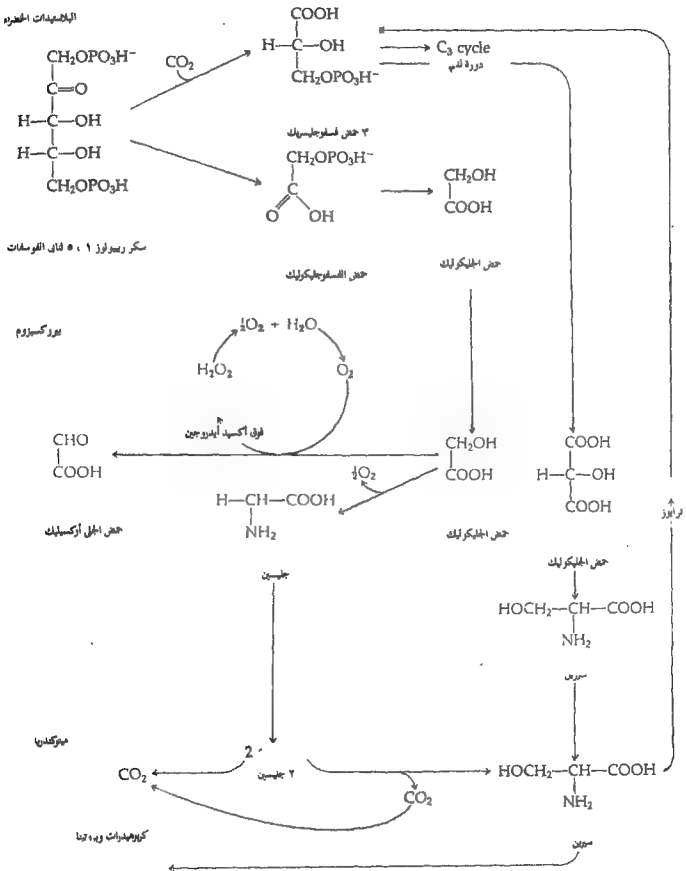
وسمى هذا النوع من التنفس بالتنفس الضوئي photorespiration ، نظراً لمشابهته للتنفس الحقيقي من وجهة التبادل الغازي (استهلاك O_2 وخروج CO_2) .

وخلايا النسيج المتوسط لأوراق نباتات كـ٣ تبدو معدلاً عالياً من التنفس الضوئي .

تحت ظروف شدة الإضاءة العالية وتركيز CO_2 المرتفع ودرجة الحرارة العالية أما نباتات ك؛ فلها مقدرة منخفضة من التنفس الضوئي .

وفي عام ١٩٧١ م أوضح كل من أورجن وباوز Orgen & Bowes (35) تأثير فاربورج حيث بينا أن O_2 يؤثر على إنزيم كربوكسيليز سكر الريبولوز ثنائي الفوسفات RuBP carboxylase ومادة تفاعله سكر الريبولوز ثنائي الفوسفات (RuBP) . ففي وجود O_2 يقوم الإنزيم بأكسدة الريبولوز ثنائي الفوسفات إلى حمض الفسفوجليكوليك [شكل ١٤ - ١٤] . لذا يتنافس كل من O_2 ، CO_2 على سكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائي الفوسفات وبذلك يقل معدل تثبيت CO_2 ويقل معدل تخليق السكريات المفسفرة ، وتحدث العملية بالكامل (الفسفرة الضوئية) في ثلاث عضيات هي البلاستيدات الخضراء والبيروأكسيزومات peroxisomes والميتوكوندريا . ففي البلاستيدات الخضراء دورة كالفن - بنسون - يثبث CO_2 باتحاده مع سكر الريبولوز ثنائي الفوسفات (RuBP) ليعطي جزئين من حمض ٣ - فسفو جليسيريك (3 PGA) - وزيادة درجة الحرارة وشدة الضوء يزداد معدل تثبيت CO_2 زيادة طردية . وإذا كان تركيز CO_2 عالياً يصبح الاحتياج إلى شدة إضاءة أعلى قبل الوصول إلى نقطة التشبع . فإذا كانت شدة الإضاءة كافية يؤكسد جزء سكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائي الفوسفات إلى جزء من حمض ٣ - فسفوجليسيريك (3 PGA) وجزء من حمض فسفوجليكوليك phosphoglycolic acid . وهذا التفاعل يحفزه إنزيم ريبولوز ثنائي الفوسفات كربوكسيليز RuBP Carboxylase ويكون نتيجته تكوين جزء واحد فقط من حمض فسفوجليسيريك (3 PGA) لكل جزء من O_2 مثبت وذلك بالمقارنة بجزئين من حمض ٣ فسفوجليسيريك (3 PGA) في حالة تثبيت جزء واحد من CO_2 .

بعد ذلك يتحول حمض الفسفوجليكوليك إلى حمض الجليكوليك glycolic acid عن طريق تفاعل إنزيم الفوسفاتاز phosphatase ، وينتقل حمض الجليكوليك إلى البيروأكسيزومات وفيها يؤكسد إلى حمض الجلي أوكسيليك glyoxylic acid عن طريق إنزيم أوكسيديز حمض الجليكوليك glyoxylic acid oxidase وينتج عن هذا التفاعل فوق أكسيد الهيدروجين . ويختزل حمض الجلي أوكسيليك glyoxylic acid إلى الحمض الأميني الجليسين glycine ويتحرر O_2 في هذا التفاعل . ويتفاعل جزئان من الجليسين لينتج الحمض الأميني السيرين ويتحرر CO_2 . وفي داخل الميتوكوندريا يتم أيض السيرين وتحويله إلى كربوهيدرات أو يدخل في تركيب البروتين . كذلك من الممكن أن يعاد السيرين إلى البلاستيدات الخضراء ليستغل كمركب ثلاثي الكربون يدخل في كربون حمض الفسفو جليكوليك phosphoglycolic acid .



شكل ١٤ - ١٤ : مخطط يوضح التنفس الضوئي في البلاستيدات الخضراء والبيروكسيمومات والميتوكوندريا

ومن المناقشات السابقة عن التنفس الضوئي ، نستطيع أن نفهم الآن لماذا يكون التنافس بين O_2 ، CO_2 سبباً في تثبيط التمثيل الضوئي في نباتات C_3 .

ومن الجدير بالذكر أنه في نباتات C_4 على الرغم من أن البلاستيدات الخضراء الضفيرية (غلافات الحزمة) تكون حساسة لتثبيط O_2 لكن حوض الأحماض رباعية الكربون C_4 acid pool وهي أحماض الماليك والأسيرتيك - بمد البلاستيدات الخضراء بكمية كافية من CO_2 لتقلل تنافس O_2 وآثره المثبط ، وبذلك يقل التنفس الضوئي في خلايا غلاف الحزمة .

والتنفس الضوئي عملية فقد وخسارة لأن الكربون في التنفس الضوئي يستخدم لتجديد سكر ريبولوز ثنائي الفسفات (RuBP) بدون الحصول على مكسب في تخليق المادة الكربوهيدراتية سواء للتخزين أو لاستخدامها في التنفس لتحرير الطاقة .

وعلى شدة الإضاءة العالية نسبياً فإن نباتات C_3 يقال أنها تشبعت saturated . وذلك لأن معدل التنفس الضوئي يتساوى مع معدل التمثيل الضوئي وعلى شدة الإضاءة العالية يسود التنفس الضوئي مع قلة تثبيت CO_2 (يقل التمثيل الضوئي) . ومن الجدير بالذكر أن كمية CO_2 المتحررة من التنفس الضوئي تكون مساوية لكمية CO_2 التي لم تمثل ضوئياً بسبب تثبيت O_2 - وكمية CO_2 المنتجة فعلاً في التنفس الضوئي تكون هي المتحررة من تكوين حمض السيرين من جزيئين من حمض الجلوسين .

وعلى النقيض - فإن شدة الإضاءة العالية تكون فعالة في تخليق [NADPH, ATP] عن طريق الفسفرة الضوئية ، ويستخدم كلاً المركبين لإعادة بناء سكر الريبولوز ثنائي الفسفات [RuBP] لاستخدامه في التنفس الضوئي وتثبيت CO_2 في التمثيل الضوئي .

أما حمض السيرين فإنه قد يدخل في تكوين البروتين أو قد يتحول إلى مادة كربوهيدراتية وذلك بتحويله إلى حمض ٣ - فسفو جليسيريك (3 PGA) . ومن المهم أن نعرف أن حمض ٣ - فسفو جليسيريك قد ينتج من الأحماض ثلاثية الكربون - ومن حمض الجليكوليك glycolic acid ، وحمض جلي أو أكسيليك glyoxylic acid ، الجلوسين ، السيرين - وتكوين حمض ٣ - فسفو جليسيريك (3- PGA) من هذه المركبات يسمى بدورة أو مسلك الجليكولات glycolate cycle .

وبعض الفسيولوجيين النباتيين يعتقدون أن التنفس الضوئي نشأ كاستجابة لتراكم الفسفو جليكولات (phosphoglycolate accumulation) وكيميائية منظمة لمستويات

السكريات المفسفرة ، وكذلك كيميائية لتنظيم الانتقال بين الخلايا - والتحولات الداخلية للكربوهيدرات والبروتين [الجليكولات إلى الجلوسين إلى السيدين إلى حمض الفسفوجلوسريك] - وعلى أى الحالات فنحن ما زلنا لا نعرف وظيفة التنفس الضوئى فى النبات .

ثانى أكسيد الكربون Carbon Dioxide

يوجد CO_2 بتركيز منخفض فى الهواء الجوى ٠,٠٣٪ أو ثلاثة أجزاء لكل ١٠,٠٠٠ جزء ويكون هذا التركيز ثابت تقريباً وكافى لإمداد النبات بالغاز ، ويرجع ثبات نسبة CO_2 فى الهواء الجوى لوجود مصادر أخرى لهذا الغاز خلاف تنفس الحيوانات .

أحياطى ثانى أكسيد الكربون Carbon dioxide reservoir

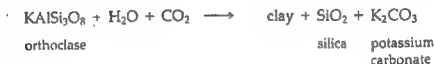
تعتبر البكتيريا الموجودة فى التربة والمياه العذبة والمحيطات هى أهم مصادر CO_2 ، فهى تحلل وتؤكسد المخلفات العضوية وبذلك يتحرر الكربون الموجود فى المادة العضوية إلى الجو مرة ثانية على صورة CO_2 وتتجاوز كمية CO_2 المنتجة بهذه الطريقة كمية CO_2 الناتجة عن تنفس الحيوانات ، ويوجد CO_2 كذلك فى المياه العذبة ومياه المحيطات على صورة حمض الكربونيك الذائب (H_2CO_3) . لذا تعتبر المياه أحد مخازن CO_2 المهمة . والمصدر الثانى لغاز CO_2 لكنه أقل فى الأهمية هو احتراق الوقود الذى يحرق مئات الآلاف من الأطنان من CO_2 فى الجو كل عام ويكون تركيز CO_2 فى المدن الصناعية أعلى من المدن الغير صناعية .

وخلال العصر الكربونى Carboniferous Age منذ ٣٠٠ مليون عام عاشت النباتات أزهى عصورها على الأرض . فكانت الأرض تشبه صوبة زجاجية جوها غنى بالرطوبة وغاز CO_2 ، وبلغ تركيز CO_2 فى هذا العصر ٢٠٠ - ٣٠٠ مرة قدر تركيزه هذه الأيام . وبسبب زيادة عملية التمثيل الضوئى فى العصر الكربونى ، فإن ملايين الأطنان من الكربون قد دخلت فى تكوين أنسجة النباتات وتجمعت كميات كبيرة من المواد النباتية تحت الطين والمستنقعات حيث الظروف غير مواتية للتحليل ، وهى الآن تشكل مناجم الفحم وآبار البترول فى عصرنا الحالى .

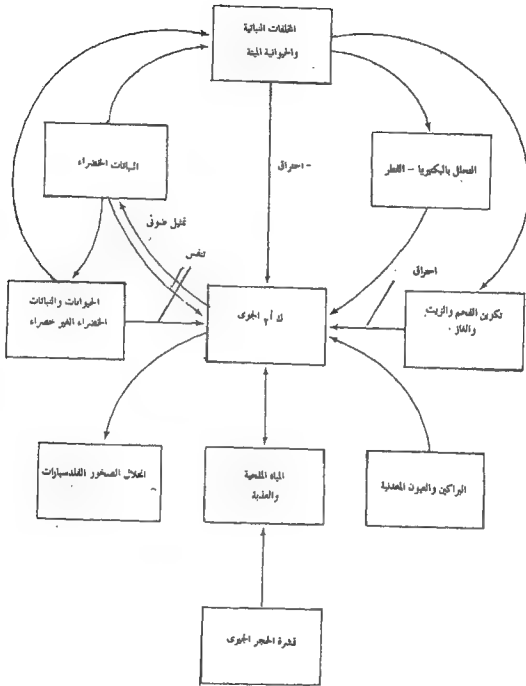
وتشكل مياه المحيطات مصدراً مهماً لغاز CO_2 وهو ميسور ومتاح للنباتات لكى

تقوم بالتثليل الضوئي - وبتنفس النباتات والحيوانات البحرية فإن CO_2 يتحرر في الماء ، وبعضه يستخدم في التثليل الضوئي وينتج CO_2 كذلك من القشرة الجيرية للحيوانات البحرية . لأنها تتكون نتيجة لتحول بيكربونات الكالسيوم $[\text{Ca}(\text{HCO}_3)]$ إلى كربونات الكالسيوم $[\text{CaCO}_3]$ وينتج عن هذا التفاعل تحرر غاز CO_2 - كذلك تقوم بالتفاعل السابق بعض الحيوانات التي تتكون محاراتها من مادة فوسفات الكالسيوم ويتحرر جميع CO_2 الموجود في بيكربونات الكالسيوم - وكما هو معروف فإن ثلاثة أرباع الكرة الأرضية مغطى بالمحيطات وتقدر كمية CO_2 في هذه المياه بثانين ضعفاً قدر CO_2 الموجود في الجو . وتقول بعض النظريات أن تركيز CO_2 في كل من الجو والمحيطات يكون في حالة اتزان ديناميكي - فإذا قل التركيز في الجو عوض بتحرر CO_2 من المحيطات (29) . كذلك إذا ارتفع تركيز CO_2 في الجو فإن الاتزان يحدث بنوبان CO_2 في مياه المحيطات ويعتقد أن هذا الاتزان هو العامل الأساسي لثبات تركيز CO_2 في الجو .

كذلك يتحرر CO_2 من البراكين والعيون المعدنية ولكن هذه الكمية غير معنوية . وتوجد بعض القوى الأخرى بخلاف التثيل الضوئي تساهم في اختزال نسبة CO_2 من الجو - فمثلاً خلال عمليات التعرية weathering وانحلال الفلدسبارات feldspars يستخدم CO_2 وفي النهاية يثبت على صورة كيميائية غير قابلة للاستخدام . والتحليل الكيميائي للأرثوكلاز orthoclase ، وهو إحدى معادن الفلسبار كإيلي :



لذلك تشمل دورة CO_2 في الطبيعة العديد من التفاعلات المعقدة (لاحظ شكل ١٤ - ١٥).



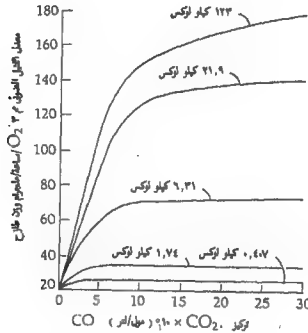
شكل ١٤ - ١٥ : دورة الكربون في الطبيعة

ثاني أكسيد الكربون والنباتات Carbon dioxide and plants

درس العلماء انتشار CO_2 خلال ثغور النباتات لمدة أطول من ستين عاماً وفي الحقيقة تعتبر الثغور هي الممر الأساسي لدخول CO_2 في الأوراق وحركة الثغور تعتبر عاملاً مهماً لتنظيم دخول CO_2 وخروج O_2 (التبادل الغازي) - ويحترق O_2 الأدمة

بسهولة cuticle - بينما يعاق نفاذ CO_2 في طبقة الأدمة . لذلك فإن تنظيم فتح وغلق الثغور يعتبر عاملاً مهماً لنشاط التمثيل الضوئي خصوصاً في نباتات كس والتي تدمج CO_2 مباشرة في المركبات الوسيطة للسكريات المفسفرة .

وأظهرت دراسات كل من كرزler (24, 25) Kreusler وبراون واسكومب Brown (9) وEscombe وPantaneli (37) عن وجود علاقة كمية كبيرة بين تركيز CO_2 ومعدل عملية التمثيل الضوئي - فمثلاً توجد زيادة في معدل التمثيل الضوئي بزيادة تركيز CO_2 تحت ظروف ثلاث درجات مختلفة من شدة الإضاءة - ويوضح شكل (١٤ - ١٦) هذه العلاقة .



شكل ١٤ - ١٦ : تأثير تركيز ك CO_2 على معدل التمثيل الضوئي تحت شدة إضاءة مختلفة (كيلولوكس
klux = ١٠٠٠ شمعة متر

From E. Smith 1938. J. Gen Physiol - 22: 21

فعلي تركيزات CO_2 المنخفضة وشدة الإضاءة العالية - يكون معدل التمثيل الضوئي مساوياً لكمية التنفس (التنفس الحقيقي + التنفس الضوئي) ، ويسمى تركيز CO_2 والذي عنده يكون معدل البناء الضوئي يكفي بالكاد ليعوض المفقود من التنفس بنقطة التعويض لثاني أكسيد الكربون Compensation point CO_2 ونصل إلى نقطة التعويض لثاني أكسيد الكربون عندما تتساوى كمية CO_2 الممتصة مع الكمية المتولدة على شدة

الإضاءة العالية . ويكون معدل التمثيل الضوئي الظاهري تحت هذه الظروف مساوياً للصفر .

وفي نباتات كـ٣ فإن نقطة تعويض CO_2 تكون عالية جداً (٢٥ - ١٠٠ جزء في المليون) بالمقارنة بنباتات كـ٤ (أقل من ٥ جزء في المليون) ويفسر ذلك بأن نباتات كـ٤ يكون تركيز CO_2 في البلاستيدات الخضراء لغلاف الحزمة عالياً ، وكذلك يكون مستواه عالياً في خلايا النسيج المتوسط للورقة ، ويتوزع CO_2 في نباتات كـ٤ كأحماض عضوية ، وبذلك يتكون إمداد (حوض) ذو مستوى عالى من CO_2 . أما في نباتات كـ٣ فإن كمية CO_2 الحرة في النسيج الوسطى لهذه النباتات تكون قليلة لأن هذه النباتات لا تملك ميكانيكية لتثبيت CO_2 .

وفي نباتات كـ٤ فإن مستوى CO_2 الجوى العالى يشبط التنفس الضوئي معنوياً ، لأن CO_2 يتنافس أكثر من O_2 للارتباط مع المركز النشط لإنزيم ريبولوز ثنائي الفسفات كربوكسيليز RuBP Carboxylase وبذلك يثبت CO_2 ، بمعدل أكبر بكثير من O_2 .

وعلى الرغم من أن تركيز CO_2 في الغلاف الجوى يعتبر ثابتاً ٠,٠٣٪ إلا أن هناك انحرافاً عن هذه النسبة فمثلاً في أماكن التمثيل الضوئي النشط والمكثف مثل أعلى أسطح الغابات مباشرة أو فوق حقول الذرة فإن تركيز CO_2 يقل بدرجة ملحوظة أثناء ساعات النهار - فقد وجد نيردوم ولوميس (Verduim & Loomis 54) أن تركيز CO_2 على بعد ١٠٠ م من سطح حقل ذرة ينحدر من تركيز قدره ٠,٠٦٧٥٪ بالليل إلى تركيز قدره ٠,٠٤٥٪ في الصباح - وتدل هذه الدراسة على السرعة التي ينخفض بها تركيز CO_2 نتيجة لعملية التمثيل الضوئي ، وكيف يرتفع أثناء الليل نتيجة للتنفس ، ويجب أن نأخذ في الاعتبار المكان الذى ينمو فيه النبات - عند التكلم عن تركيز CO_2 في الجو المحيط به فعلى الرغم من أن تركيز CO_2 على مستوى سطح البحر هو ٣٠٠ جزء في المليون وعلى مستوى ١٥,٠٠٠ قدم فإن تركيز CO_2 يقل ، أى أن قيمة الضغط الجزئى (partial pressure) لغاز CO_2 يكون أقل من نصف قيمته على مستوى سطح البحر ، وترجع أهمية هذه النقطة إلى أن هناك تقارير تفيد أن هناك معدل زائد غير عادى للتمثيل الضوئي في النباتات الجبلية (أى التى تنمو على الجبال أو الأماكن المرتفعة) (51) alpine plants .

درجة الحرارة Temperature

ككل عمليات الحياة فإن التمثيل الضوئي يكون محدداً بدرجات الحرارة التي يتحملها البروتين . أى أن العملية تنشط بصفة عامة على درجات حرارة أعلى من الصفر وأقل من ٥٦° م . وعلى الرغم من أن الجزء الكيمووضوئي لا يتأثر بدرجة الحرارة - إلا أن الجزء الكيموحيوى والذي تقوم به الإنزيمات يعتمد على درجة الحرارة ، وتختلف النباتات في تكيفها لتحمل درجات الحرارة المرتفعة .

الضرر الناشئ عن درجات الحرارة المتطرفة

Injury at temperature extremes

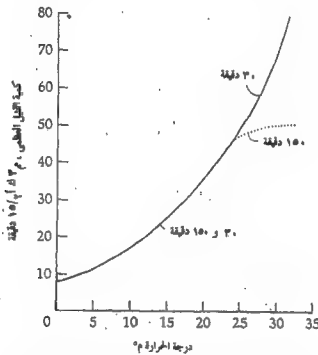
تتبط درجات الحرارة المنخفضة معدل التمثيل الضوئي بطريق مباشر وآخر غير مباشر . والأثر المباشر لدرجات الحرارة المنخفضة هو تأثيرها المثبط لنشاط الإنزيمات الخاصة بتفاعلات الظلام . أما الأثر الغير مباشر فهو تكوين الثلج فى داخل وخارج الخلايا - ويرجع الأثر الضار لتكوين الثلج خارج الجدر الخلوية (فى المسافات البينية) إلى أنه يسحب الماء من الخلايا الحية وبذلك يولد ظروفاً مثل الجفاف - drought - ويرجع الأثر الضار لتكوين الثلج داخل الخلايا الحية إلى أنه يسحب أو يصفى الماء الحر free water من الخلية - ويسبب كذلك الضرر الميكانيكى والذي يؤثر تأثيراً سيئاً على البناء الهندسى للخلية والبلاستيدة الخضراء . ويشمل الضرر الميكانيكى أيضاً تحطيم خاصية النفاذية الاختيارية للأغشية الخلوية « بما فى ذلك الأغشية البلازمية للبلاستيدات الخضراء » وأضاف راينوفتش (Rabinowitch 41) إلى أن التركيب الغروى للستوبلازم والبلاستيدات الخضراء يمكن أن يتحور نتيجة للتأثيرات الميكانيكية . وكما هو معروف جيداً فإن الوظائف الحيوية للخلية يمكن أن تنتهى بالتعرض لدرجات الحرارة المرتفعة . أما التعرض لدرجات الحرارة المرتفعة - جداً يؤدي مباشرة إلى الموت الحرارى thermal death . أما التعرض لدرجات حرارة مرتفعة ارتفاعاً بسيطاً عن المجال الحرارى للكائن الحى المعنى بالدراسة - فإن الموت لا يكون مباشراً ، بل يكون بصفة بطيئة وثابتة - نتيجة لنقص معدل بعض العمليات الحيوية . وكما هو معروف فإن التأثير السيئ لدرجة الحرارة يكون عكسياً فى البداية ولكن عندما تطول فترة التعرض فإنه يصبح غير عكسى .

وعلى الرغم من أن الموت الحرارى thermal death يحدث لمعظم الأوراق والطحالب

في مجال قدرة ٥٥٥ م - ٥٦٠ م - لكن التثبيط الحراري thermal inhibition لعملية التمثيل الضوئي يحدث على درجات حرارة أقل انخفاضاً - مما يدل على أن تأثير الحرارة في هذه الحالة يكون بصفة أساسية على جهاز التمثيل الضوئي وليس على السيتوبلازم المحيط بالبيلاستيدات الخضراء .

وممكن الحصول على معدل أعلى من التمثيل الضوئي يرفع درجة الحرارة فوق الدرجة المثلى - بشرط أن تكون مدة التعرض قصيرة - لذا فإن الضرر الحراري يعتقد أنه عملية تحطيم بطيئة وتعزى إلى تثبيط الإنزيمات بالحرارة (14) .

ولقد درس كل من نوداك وكوب (Noddack & Kopp 31) تأثير الحرارة على التمثيل الضوئي في طحلب الكلوريللا *Chlorella* (شكل ١٤ - ١٧)



شكل ١٤ - ١٧ : تأثير الحرارة على التمثيل الضوئي لاحظ أن المعدل الأمثل للتمثيل الضوئي حدث عند التعرض لفترة قصيرة - وعندما زادت فترة التعرض لدرجة الحرارة العليا فإن المعدل هبط .

From W. Noddack and C. Kopp, 1940. Z. Physik. Chem. 187 A: 79 .

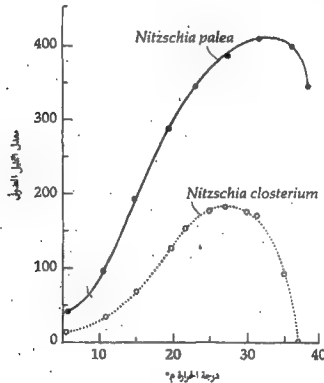
وكما هو ملاحظ فإن التعرض لفترة قصيرة ، تكون درجة الحرارة المثلى ٣٠ م - ولكن إذا تعرض نفس الطحلب لمدة أطول فإن درجة الحرارة المثلى تكون ٢٢ م فقط .

تأثير الحرارة على معدل التمثيل الضوئي

Temperature Effects on Rate of Photosynthesis

بصفة عامة يمكن القول أن رفع درجة الحرارة يسبب زيادة في معدل التمثيل الضوئي عندما تكون العوامل الأخرى عوامل غير محددة : وهذه الزيادة في معدل التمثيل الضوئي تكون ذات علاقة خطية على درجات الحرارة المنخفضة ، ثم يقل المعدل بزيادة درجة الحرارة حتى يصل إلى المثلث والتي بعدها يقل معدل التمثيل الضوئي . وتعتمد درجة الحرارة المثلى على نوع النباتات تحت الدراسة وكذلك على طول فترة التعريض (شكل

(١٤ - ١٨)



شكل ١٤ - ١٨ : تأثير الحرارة على معدل التمثيل الضوئي على شدة إضاءة عالية - لاحظ الاختلافات في تحمل الحرارة في الكائنين تحت الدراسة . (١) ، (٢) من قبيلة البياضات . Bacillariophyceae (Diatoms).

From H. Barker, 1935 Archiv. Mikrobiol. 6:141.

وفي نباتات كـ٣ فإن التأثيرات المثبطة للحرارة العالية على معدل التمثيل الضوئي ترجع على الأرجح إلى تشجيع هذه الحرارة للتنفس الضوئي ، وعادة يثبط تثبيت CO_2 في هذه النباتات على درجات حرارة من ٢٥ - ٣٠ °م .

أما في نباتات كء فإن معدل التمثيل الضوئى بها يكو ذو علاقة طردية مع رفع درجة الحرارة حتى الدرجة المثلى وهى أعلى من ٣٠ م وقد تكون أعلى من ٣٥ م وذلك لأن التنفس الضوئى في هذه النباتات يكون منخفضاً .

ويشابه تأثير الحرارة على التمثيل الضوئى تأثيرها على النشاط الإنزيمى - مما يدعم النظرية القائلة أن تثبيط الإنزيمات هو أحد أسباب تثبيط التمثيل الضوئى على درجات الحرارة العالية وهذه النظرية على الأرجح تمثل الحقيقة ، ولو أنه من المحتمل وجود عوامل أخرى مثل امتصاص CO_2 ، فقد يكون هو العامل المحدد عند حدوث معدلات مرتفعة جداً من التمثيل الضوئى حتى ولو كان التركيز الأمثل من CO_2 متوفراً ، وهذا يكون واضحاً في نباتات ك٣ . وتحت الظروف الطبيعية ، فإن معدل التمثيل الضوئى الأمثل نادراً ما يحدث - وفي أغلب الأحيان يكون الضوء أو CO_2 أو الاثنان هما العاملين المحددين .

وأوضحت أبحاث توماس وهيل Thomas & Hill (22) أن تأثير درجات الحرارة على معدل التمثيل الضوئى تحت الظروف الحقلية لا يكون موجوداً في المجال الحرارى من ١٦ - ٢٩ م .

الماء Water

من الصعب أن يقرر الإنسان أن نقص الماء له تأثير مباشر مثبت على عملية التمثيل الضوئى - لأن كمية الماء المطلوبة قليلة جداً إذا ما قورنت بالكمية اللازمة لاستمرار حياة النبات .

فقبل أن تتأثر عملية التمثيل الضوئى بالإمداد المائى ، خاصة التأثير الغير مباشر للماء المخزون - يكون قد تأثر النظام الحيوى للنبات ككل ، وبالطبع فإن نقص الماء يؤثر على التمثيل الضوئى مع العمليات الحيوية الأخرى في النبات .

فقد لاحظ العديد من الباحثين انخفاض معدل التمثيل الضوئى للنباتات النامية في التربة التى تعاني نقصاً في الماء - فمثلاً لاحظ شينيدر وشيلدرز Schneider & Childers (46) نقصاً قدره ٥٠% في معدل التمثيل الضوئى لأشجار التفاح النامية في تربة سمح لها أن تجف تدريجياً - وحدث هذا النقص قبل ظهور أى أعراض للذبول على الأوراق .

وحصل لوستالوت Loustalot (27) على نتائج مشابهة بالنسبة لأشجار البيكان pecan

trees - وكان النقص في معدل التمثيل واضحاً عندما كانت الظروف مواتية للنتح - وهذه التأثيرات المثبطة لنقص الماء تكون تأثيرات أساسية بسبب نقص الماء في البروتوبلازم وانغلاق الثغور - وكما هو معروف فإن جفاف البروتوبلازم dehydration يؤثر على تركيبه الغروي وكذلك على نشاطه الأيضي مثل التنفس والتمثيل الضوئي - كذلك يقل نشاط الإنزيمات والتي تؤثر بدورها على معدل العمليات الحيوية .

ويعتبر راينوفتش (Rabinowitch 39) أن التمثيل الضوئي يكون أكثر حساسية لنزع الماء من البروتوبلازم بالمقارنة بالعمليات الأيضية الأخرى (مثل التنفس) وأحد أسباب هذه الحساسية هو الهدم الطبيعي physical damage الذى يحدثه نزع الماء على البناء الدقيق للنظم الضوئية في البناء الضوئي . ويعتبر العديد من الباحثين أن غلق الثغور هو العامل الأساسي لتثبيط البناء الضوئي في حالة نقص الماء - ففي حالة وجود عجز في الماء في نبات ما فإن الثغور تغلق وبذلك يقل امتصاص CO_2 . وكما هو معروف فإن تركيز CO_2 في الهواء الجوى في الظروف الطبيعية يكون عادة هو العامل المحدد لعملية التمثيل الضوئي لذا فإن غلق الثغور يثبط من معدل العملية - وعلى العموم فإن كثيراً من الباحثين قد اعترضوا على هذه النظرية . فمثلاً ميشيل (Michell 30) وجد أن معدل التمثيل الضوئي يستمر دون تغير يذكر حتى تذبل الأوراق - كذلك لاحظ كل من فيردم ولوميس (Verduim & Loomis 54) أن معدل امتصاص CO_2 يظل تقريباً كما هو في أوراق الذرة التي ظهرت عليها أعراض الذبول - كما وجد كل من تنج ولوميس (Ting & Loomis 53) أن معدل انتشار CO_2 يظل عالياً ومنظماً تقريباً حتى تنغلق الثغور - لذا فإن الثغور التي تظهر تحت الفحص الميكروسكوبى مغلقة هي في الواقع كانت مفتوحة بدرجة كافية لامتصاص CO_2 - ولذلك فإن غلق الثغور الناتج عن نقص الماء هو أحد الأسباب العديدة المشتركة في نقص معدل التمثيل الضوئي في حالة نقص الماء .

الأسئلة

- ١٤ - ١ أوصف باختصار الأبحاث التي أدت إلى التحقق من هوية السكريات المفسرة الناتجة عن عملية التمثيل الضوئي ؟
- ١٤ - ٢ ماذا يقصد بالاصطلاح « تثبيت CO_2 » ؟ وأين يحدث في الخلية وما علاقته بالتفاعلات الكيموضوية ؟
- ١٤ - ٣ قارن بين تثبيت CO_2 في نباتات ك c_4 ونباتات ك c_3 في إيجابتك ادخل في الاعتبار ، المستقبلات ، النواتج الوسطية ، المنتجات ، الخصائص التشريحية ؟
- ٤ - ٤ هل هناك اختلافات في ميكانيكية تثبيت CO_2 بين معظم نباتات ك c_4 ونباتات الأيض الحمضي الشحمي [CAM] ؟
- ١٤ - ٥ من فهمك للتفاعلات الكيموضوية وتفاعلات تثبيت CO_2 للتمثيل الضوئي - دون العوامل التي تؤثر بدرجة ملحوظة على معدل عملية التمثيل الضوئي .
- ١٤ - ٦ عرف ما يأتي : « نقطة التعويض الضوئي ، نباتات الظل ، نباتات الشمس والشمس ،
- ١٤ - ٧ وضح ما هو تأثير فاربورج ؟ وكيف يتعلق تأثير فاربورج بعملية التنفس الضوئي ؟
- ١٤ - ٨ ما هي العلاقة بين التنفس الضوئي والتركيب التشريحي للأوراق التي يحدث بها هذا النوع من التنفس ؟
- ١٤ - ٩ ما هي أهمية إنزيم كربوكسيليز سكر الريبولوز - ثنائي الفوسفات في دورة كالفن - بنسون والتنفس الضوئي ؟ - هل يوجد هذا الإنزيم في نباتات ك c_4 ؟
- ١٤ - ١٠ لماذا تبطئ شدة الضوء العالية تثبيت CO_2 في نباتات ك c_3 ؟
- ١٤ - ١١ هل توجد منافع أيضية للتنفس الضوئي ؟ وضح ما هي الاقتراحات التي تتعلق بالدور الإيجابي للتنفس الضوئي في النباتات ؟
- ١٤ - ١٢ وضح حالة تكون فيها زيادة تركيز CO_2 لا يكون لها أثراً على معدل التمثيل الضوئي ؟
- ١٤ - ١٣ ما هي تأثيرات درجة الحرارة العالية (من ٣٠ - ٣٥ م°) على معدل التمثيل الضوئي في نباتات ك c_3 ؟ لماذا ؟
- ١٤ - ١٤ اشرح بعض الأسباب الفسيولوجية عن سبب تثبيط نقص الماء على معدل عملية التمثيل الضوئي ؟

قراءات مقترحة

- Berry, J.A., C.B. Osmond, and G.H. Lorimer. 1978. Fixation of $^{18}\text{O}_2$ during photorespiration. *Plant Physiol.* 62:954-967.
- Calvin, M., J.A. Bassham, A.A. Benson, V. Lynch, C. Ouellet, L. Schou, W. Stepka, and N.E. Tolbert. 1951. Carbon dioxide assimilation in plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 5:284-305.
- Calvin, M., and A.A. Benson. 1948. The path of carbon in photosynthesis. *Science* 107:476-480.
- Canvin, D.T. 1979. Photorespiration: comparisons between C_3 and C_4 plants. In M. Gibbs and E. Latzko, eds. *Encyclopedia of Plant Physiology* 6:368. Berlin: Springer.
- Chollet, R., and W.L. Ogren. 1975. Regulation of photorespiration in C_3 and C_4 species. *Bot. Rev.* 41:137-179.
- Galston, A.W., P.J. Davies, and R.L. Satter. 1980. *The Life of the Green Plant*, 3rd ed. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
- Gifford, R.M., and L.T. Evans. 1981. Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:485-509.
- Goldsworthy, A. 1970. Photorespiration. *Bot. Rev.* 36:321-340.
- Hatch, M.D., and C.R. Slack. 1966. Photosynthesis by sugar cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. *Biochem. J.* 106:103-111.
- Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.
- Lorimer, G.H. 1981. The carboxylation and oxygenation of ribulose 1,5-bisphosphate: the primary events in photosynthesis and photorespiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:349-383.
- Osmond, C.B. 1978. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29:379-414.
- Raven, P.H., R.F. Evert, and H. Curtis. 1981. *Biology of Plants*, 3rd ed. New York: Worth.
- White, A., P. Handler, E.L. Smith, R.L. Hill, and I.R. Lehman. 1978. *Principles of Biochemistry*, 6th ed. New York: McGraw-Hill.



انتقال السكريات

Translocation of Sugars



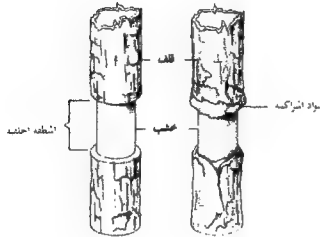
[حشرة اللب وقد أوجلت خرطومها في خاء أحد الأغصان الصغيرة (لبوب) - ويهز عصار اللحاء السكري في أمعاء الحشرة يفرج على هيئة قطرات من لدى العسل (المن) - وكان العلماء في الدراسات المبكرة يفصلون الحشرة عن الخرطوم ويجمعون لحيق أو نر اللحاء مباشرة من الخرطوم بعد ذلك يخللون هذا النر أو النتح اللحائي]

M.H. Zimmermann. 1961. Movement of organic substances in trees. Science 133 : 73-79. عن
Copyright 1961 by the American Association for the Advancement of Science. Photo courtesy of M.H.
Zimmermann, Harvard Forest.



تعتمد الخلايا الحية الغير خضراء في إمدادها بالغذاء على الخلايا التي تقوم بالبناء الضوئي - وعموماً - يفصل بين الخلايا المثلثة ضوئياً وبقية الخلايا الأخرى مسافات - قد تكون طويلة جداً - ومن هنا تظهر الحاجة إلى نظام فعال للانتقال ، عندما نأخذ في الاعتبار المسافة التي تفصل بين الأوراق والجنود . وكذلك الكميات المطلوبة من الأغذية وبالسعة الملائمة لسير العمليات الأيضية في الأنسجة والخلايا التي لا تقوم بالبناء الضوئي . وتقوم عناصر الأنابيب الغربالية (Sieve tube elements) بحل هذه المشكلة ، وهذه العناصر الغربالية وكذلك نسيج الخشب تشكل شبكة من القنوات تمتد في جميع أجزاء النبات وتمتد جميع الخلايا بالسكرات التي تكونت في الأوراق .

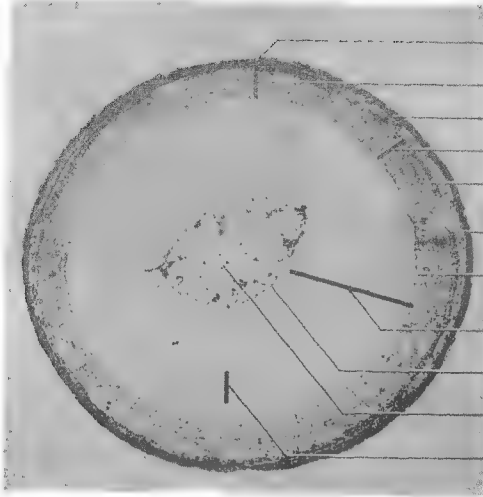
وعلى الرغم من أن العلماء قد بدأوا في مناقشة انتقال (translocation) العصير الناضج أو المكتمل (elaborate sap) في منتصف القرن السابع عشر ، إلا أنهم لم يعرفوا النسيج النباتي الذي يقوم بهذه العملية ، وقد اعتقدوا أن المواد التامة الصنع تتمص من التربة عن طريق الجنود وتنقل إلى الأوراق عن طريق الخشب ، حيث تجري عليها في الأوراق بعض التغيرات ، ثم يعاد انتقال (retranslocation) هذه المواد المحورة (modified substances) أيضاً خلال أنسجة الخشب في الاتجاه إلى أسفل (downward direction) ، وبعبارة أخرى فقد اعتقدوا أن الانتقال إلى أعلى وإلى أسفل يتم ويحدث في نسيج الخشب . وفي عام ١٨٣٧ م أعطانا العالم هارتيج Hartig أول وصف تشريحي وفسيولوجي للنسيج الذي يقوم بعملية انتقال المواد والمركبات العضوية ، وكان اكتشافه للأنابيب الغربالية في القلف bark هو أول دليل على وجود نظام محكم ومتمن لتوزيع الغذاء في النبات - وأقام هارتيج الدليل على أن المواد الغذائية تتجمع فوق المنطقة الحلقية (girdle) التي تزال منها جميع الأنسجة خارج الخشب ويسبب هذا التجمع انتفاخ وتورم bulge الساق (شكل ١٥ - ١) . وفي طريقة التحليق girdling تزال منطقة حلقية من القلف الخاص بإحدى السيقان أو الفروع ويترك نسيج الخشب سليماً كاملاً ، وتتراكم المواد المنقولة من الأوراق فوق الحلقة مباشرة ، وهذا يدل على أن اللحاء وليس الخشب يكون المسئول عن انتقال المواد العضوية من الأوراق .



شكل ١٥ - ١: جلدع شجرة بعد تحليقه مباشرة (الجهة اليسرى) - في الجهة اليمنى - بعد فترة طويلة - ويلاحظ تراكم المواد المتقللة من الأوراق - فوق المنطقة الحلقية مباشرة مسببة إنتفاخ وتورم الساق فوق الحلقة .

تشرح نسيج اللحاء Anatomy of Phloem Tissue

يتكون نسيج اللحاء بصفة أساسية من عناصر الأنابيب الغربالية sieve tube elements ومن برانشيما اللحاء (11,17) - في النباتات مغطاة البذور angiosperms وتوجد الخلايا المرافقة companion cells - ملازمة ومرافقة للأنبوب الغربالي sieve tube ، أما في المخروطيات conifers فيوجد نوع من الخلايا مشابه للخلايا المرافقة تسمى الخلايا الزلاية (الألبومينية) albuminous cells وهذه الخلايا ترافق الأنبوب الغربالي في المخروطيات ، وبالإضافة إلى أنواع الخلايا السابقة توجد ألياف اللحاء phloem fibers ، الاسكريدات sclereids ، وخلايا الأشعة ray cells ، ويوضح شكل (١٥ - ٢) موضع اللحاء بالنسبة للخشب في ساق نبات من ذوات الفلقتين dicot.stem . ويدل وجود الكميات الكبيرة من حبيبات النشا في برانشيما اللحاء (phloem parenchyma) على الوظيفة الأساسية لهذه الخلايا وهي التخزين storage ، كذلك من الممكن أن تلعب هذه الخلايا دوراً في انتقال السكريات في النبات ، وتحتوى الخلايا البرانشيمية لنسيج اللحاء الخاص بالأوراق والسيقان الخضراء على البلاستيدات الخضراء (11) - ونشارك الخلايا البرانشيمية اللحائية في حركة السكريات القطبية من كتلة المادة الحية في النبات (symplast) إلى العناصر



شكل ١٥ - ٢: قطاع عرضى فى ساق ذوات الفلقتين يوضح أماكن الأنسجة .

C.J. Hillson, The Pennsylvania State University.

مهداة من :

الغريالية (54) وأشار كرافت Crafts (11) أن الأنسجة المرستيمية ومناطق التخزين تحصل على احتياجاتها من المواد الغذائية من الأنابيب الغريالية ، عن طريق حركة هذه الأغذية خلال كتلة المادة الحية symplast للخلايا البرانشيمية التى لا تحتوى على بلاستيدات خضراء .

ولقد أثبت كل من ويندلى ، وييل وهل Weatherley, Peel & Hill (66) خلال سلسلة من التجارب الشيقة على قطع ساق نبات الصفصاف (willow stem segments) حدوث تبادل للسكريات بين الأنابيب الغريالية والخلايا البرانشيمية المجاورة لها .

ولقد استوعب كثير من الباحثين الآن فكرة أو الرأي القائل بأن الخلايا البرانشيمية تعمل كمضخات أيضية metabolic pumps لإفرازات الأغذية داخل الأنابيب الغربالية عند المنبع أو المصدر source (أنسجة الإمداد) وأفراز الأغذية من الأنابيب الغربالية عند المصرف أو البالوعة sink أو أنسجة الاستقبال (5,19,23) - وبالبلوعة sink أو أماكن الجذب أو أنسجة الاستقبال - هي أماكن النبات التي تنتقل إليها المواد الغذائية ، وهذه المواد إما تستخدم في البناء (مثل الأنسجة المرستيمية أو تخزين (الأعضاء المخزنة) ، وتعتبر الأنسجة المخزنة والخلايا التي تقوم بعملية التمثيل الضوئي مصادر رئيسية لنواتج التمثيل assimilates ، وكذلك مصادر للمركبات العضوية الناتجة عن الهضم (التحليل المائي) ، والأنسجة التي تنقل المواد العضوية والماء (الماء بما فيه من العناصر الغذائية مع تيار النتح) من المنبع أو المصدر إلى المصب أو البالوعة ، وتحتوى على ما نسميه تيار نواتج التمثيل (assimilate stream) .

الخلايا المرافقة Companion Cells

لقد ركز العلماء اهتمامهم على الخلايا المرافقة بسبب علاقتها الوثيقة وملازمتها للأنبوب الغربالي ، ولقد أشارت اسو Esue (18) بأن هذين النوعين من الخلايا (الأنبوب الغربالي والخلايا المرافقة) ليس لها علاقة إنشائية وتطورية فقط بل لهما أيضاً علاقة فسيولوجية صميمة .

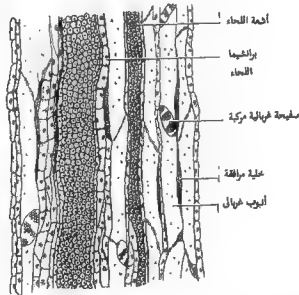
والجدر الفاصلة بين الأنبوب الغربالي والخلية المرافقة تكون رقيقة جداً ومنقرة بفزارة ، وعند فقد الأنبوب الغربالي لوظيفته - فإن الخلايا المرافقة تموت - وكما هو معروف فإن الأنبوب الغربالي الناضج أو المكتمل لا يحتوى على أنوية وبالعكس تحتوى الخلايا المرافقة على أنوية .

والخلايا المرافقة والخلايا البرانشيمية القريبة أو المجاورة للأنبوب الغربالي تشكل مصدر الطاقة الأيضية (metabolic energy) لحركة نواتج التمثيل (assimilates) للدخول والخروج من الأنبوب الغربالي ، ويعتقد أن الخلايا الزلائية albuminous cells الموجودة في المخروطيات لها نفس الوظيفة الفسيولوجية التي للخلايا المرافقة - ويعتقد بعض الباحثين بوجود علاقة قوية بين الخلايا المرافقة والأنبوب الغربالي ، ويقترح هؤلاء الباحثون أن الاثنين يعملان كوحدة وظيفية واحدة single functional unit ، والطاقة المنتجة من الخلايا المرافقة الحية أى التي تحتوى على سيتوبلازم تستغل وتستخدم لدخول وخروج المواد في ومن الأنابيب الغربالية والتي تعتبر عناصر وعائية مخصصة ومكيفة للنقل (5) . وقد دُعم هذا الاقتراح بدراسات

الميكروسكوب الإلكتروني والتي أظهرت وجود عدد قليل من الميتوكوندريا في الأنبوب الغربالي وكثرة عددها ووفرتها في الخلايا المرافقة (15). كذلك يوجد اتصالات ومراسلات (communications) بين الأنبوب الغربالي والخلايا المرافقة عن طريق العديد من الأشرطة السيتوبلازمية البلازموذيمات (Plasmodesmata) (7). وخلايا أشعة اللحاء phloem ray cells تتكون من خلايا برانشيمية ووظيفتها الأساسية هي التخزين والانتقال الجانبي lateral transport. أما وظيفة ألياف اللحاء والاسكلريدات فهي التدعيم.

عناصر الأنبوب الغربالي Sieve Tube Elements

تتلائم الأنابيب الغربالية بدرجة كبيرة مع وظيفتها وهي النقل الفعال والسريع لكميات كبيرة من المواد المذابة (الذائبات) في النبات، ويتكون الأنبوب الغربالي من عناصر الأنبوب الغربالي وهي خلايا على درجة عالية من التخصص وتنظم فوق بعضها لتكون عموداً قائماً، والجدر العرضية الفاصلة بين الخلايا تتطور إلى مناطق متخصصة تسمى بالصفائح الغربالية (sieve plate) والمساحات الغربالية (sieve areas) وتتم الشرائط السيتوبلازمية (cytoplasmic strands) من الصفائح والمساحات الغربالية، وبذلك يكون الارتباط أو الانفعال السيتوبلازمي مستمراً ومتصلاً في جميع أجزاء العمود أو الأنبوب الغربالي، ويوضح شكل (١٥ - ٣) قطاعاً طويلاً لعناصر الأنبوب الغربالي والخلايا المجاورة له.



شكل ١٥ - ٣: اللحاء في ساق جنس العنب.

ويمثل نشوء وتطور عناصر الأنبوب الغربالى إحدى الصور الشيقة لكيفية ملائمة الخلية النباتية لوظيفتها المتخصصة . وتكون عناصر الأنبوب الغربالى الغير ناضجة عبارة عن خلية عادية لها نواة وسيتوبلازم ذو نشاط إنسيائى واضح - وقد يحتوى هذا السيتوبلازم على البلاستيدات وبعض الأجسام المخاطية slime bodies أو مايسمى كذلك بالأجسام البروتينية P- protein bodies (18) ، وفى عناصر الأنبوب الغربالى الحديثة تمر الأشرطة السيتوبلازمية عرضياً فى الفجوة العصارية ، وعادة تكون النواة معلقة بهذه الأشرطة السيتوبلازمية (11) .

وفى أثناء تكشف العناصر الغربالية تحدث تغيرات كثيرة - ففتفتت النواة وتذوب ، وتنتشر الأجسام البروتينية (P- protein) . وعند حدوث جرح فى النبات فإن الأجسام البروتينية P- protein وإحدى مواد الجدر الخلوية تسمى الكالوسى (callose) تنتج سدادات plugs تغلق الصفيحة الغربالية - ولا تنتج الخلايا الطبيعية مثل هذه السدادات - وتظل الأجسام البروتينية P- protein موزعة على طول الجدار الخلوى . ويقترح العلماء أن الوظيفة الأساسية للأجسام البروتينية (P- Protein) هى غلق الخلية الغربالية وذلك بسد الصفيحة الغربالية وبذلك تمنع سيلان المواد المثلثة أى نواتج التمثيل عند حدوث جرح فى النبات . وقد ميز العلماء أجسام شبه كرية (spheroid bodies) فى سيتوبلازم العناصر الغربالية المكتملة النضج أثناء اختفاء النواة كنتيجة لتفتيتها (16) ، ومن الجدير بالذكر أن سيتوبلازم العناصر الناضجة يخلو من الشبكة الإندوبلازمية (1) . ويبدو أن الشبكة الإندوبلازمية تكون محددة كطبقة رقيقة على طول الجدر الجانبية للخلية . ويبدو كذلك أنها لا تكون موجودة . وأثناء نضج الأنبوب الغربالى تبطئ الحركة الانسيابية ثم تتوقف بعد ذلك ، وأظهرت دراسات الميكروسكوب الإليكترونى على عناصر الأنبوب الغربالى لنبات الألوديا Elodea densa وجود الميتوكوندريا بأعداد قليلة ، ويدل هذا على بطء النشاط الأيضى ، ويكون السيتوبلازم على درجة عالية من النفاذية (highly permeable) ، ويلاحظ وجود الأشرطة السيتوبلازمية الواصلة بين الخلايا تمر من خلال الصفيحة الغربالية للأنبوب الغربالى الناضج (المكتمل) .

المواد التى تنتقل داخل اللحاء Substances Translocated in Phloem

١ - الكربوهيدرات (carbohydrates): تشكل المواد الكربوهيدراتية معظم أو القسم الأكبر من المواد التى تنتقل داخل اللحاء (73) وعلى الرغم من أن هذه الحقيقة قد أثبتت تجريبياً ولكننا ممكن أن نستنتجها من معلوماتنا التى تدل على أن معظم جسم النبات يتكون من خامات كربوهيدراتية .

وقد حلل زيمرمان Zimmermann (69,70) المواد الناضحة من اللحاء phloem exudate (نضح أو نز اللحاء أو إفرازات اللحاء) الخاص بستة عشر نوعاً من الأشجار ووجد إن السكروز يمثل القسم أو الشطر الأكبر من المواد الكربوهيدراتية المنقولة في اللحاء ، وبالإضافة إلى السكروز فإن بعض الأنواع النباتية تنقل سكريات الأوليغوز (oligosaccharides) مثل الرافينوز (raffinose) والإستاكبيوز (stachyose) ، الغيرباسكوز (verbascose) ، وتشابه هذه السكريات مع بعض في أنها تتكون من السكروز متصلاً بوحدة من سكر د - جلوكوز D-glucose unit . وأثبت الباحثون أيضاً وجود كحولات السكر (sugar alcohol) مثل المانيتول (mannitol) والسوربيتول (sorbitol) في نضح لحاء بعض الأنواع النباتية (27,69,70) . ولقد وجدوا أن السوربيتول ينتقل في لحاء أشجار التفاح (27) .

وعلى الرغم من أن الهكسوزات مثل الجلوكوز والفركتوز شائعة الوجود في أنسجة اللحاء الخاص بالعديد من النباتات ، إلا أن التحليل الكروماتوجرافي لنضح (نز - إفراز) اللحاء phloem exudate أثبت عدم وجود هذه السكريات بالكامل (60,73) . وإذا اعتبرنا أن نضح (نز) اللحاء يمثل العينة الحقيقية للمواد المنقولة داخل اللحاء . فيجب إذاً أن نسلم بالحقيقة التي تقول أن السكروز هو السكر الرئيسي الذي ينتقل في اللحاء ولا تنتقل هذه الهكسوزات (جلوكوز و الفركتوز) داخل اللحاء . ويوجد الجلوكوز والفركتوز بصفة عامة في الخلايا الغير موصلة nonconducting cells لنسيج اللحاء نتيجة لتحليل السكروز والسكريات المتعلقة به (60) .

ولقد تحصل كل من سوانسون والشيشيني Swanson & El-Shishiny (62) على نفس الخلاصة باستخدام طرق مختلفة . فقد حلل الباحثان مقاطع على مسافات مختلفة متزايدة من كرم العنب *Vitis labruscana* c.v. concord ، والتي أمدت قبل التحليل بغاز $^{14}\text{CO}_2$ - وكانت النتائج مهمة . فقد أظهرت النتائج أن أكبر كمية من النشاط الإشعاعي وجدت في السكروز الموجود في اللحاء (جدول ١٥ - ١) وهذا الجدول يوضح أيضاً أن الكميات النسبية للجلوكوز والفركتوز الموسومان كانت ثابتة تقريباً عند كل قطاع من قطاعات القلف (bark) والتي كانت على مسافات مختلفة ، وإذا فرضنا أن كميات كل من الجلوكوز والفركتوز الموسومان متساوية كنتيجة لتمثيل $^{14}\text{CO}_2$ فإن السكروز المخلق من هذه الهكسوزات الموسومة لا بد أن ينتج عند تحليله كميات متساوية من الجلوكوز والفركتوز الموسومان . لذا فمن المعقول أن نستنتج أن الجلوكوز

والفركتوز المكتشفان في قطاعات القلف هي نواتج لتحليل السكروز وليس سكران منتقلين داخل اللحاء (أى ليس من السكريات المنقولة داخل اللحاء) .

فإذا فرضنا أن هذه الخلاصة حقيقية ، فلا بد أن نتوقع إذاً أن نسبة الهكسوزات الموسومة إلى نسبة السكروز الموسوم لا بد أن تنقص كلما بعدت المسافة عن الورقة المعاملة بغاز $^{14}\text{CO}_2$. ولقد أسس هذا التوقع على أساس أن السكروز الموسوم والبعيد عن الورقة المعاملة يلزمه وقت أقل حتى يتحلل بالمقارنة بالسكروز الموسوم والموجود قريباً من الورقة المعاملة مباشرة . وتدل البيانات الموجودة في جدول (١٥ - ١) صحة هذه التوقعات تماماً . إذ أن النسبة انخفضت من حوالى ٠,٠٨٤ إلى ٠,٠٣٦ ، وبذلك يعضد الرأى القائل أن السكروز هو السكر الأساسى الذى ينتقل في اللحاء وأن الهكسوزات لا تنتقل داخل اللحاء ، ويعتقد أن اكتشاف وجودها عند تحليل أنسجة اللحاء حدث نتيجة لتحلل السكروز والسكريات المتعلقة به .

أى أن الهكسوزات التى تظهر وتكون موجودة في عناصر الأنبوب الغربالى تتكون نتيجة لتحلل السكروز ، ولقد توصل بيرلى Burley إلى نفس النتيجة عند دراسته لانتقال السكروز في نباتات فول الصويا soybean والراسبرى (توت العليق) raspberry (٩) . وعلى أية حال - يجب أن نلاحظ أن هناك دراستان على الأقل قد أجريتا على عملية الانتقال داخل اللحاء في نباتات قصب السكر sugar cane - دللتا على أن السكروز يظل كما هو دون تحليل عند مروره في قنوات اللحاء (29,31) .

جدول ١٥ - ١ : التركيز النسبي للكربون ١٤ الموجود في السكريات الموجودة في القلف على مسافات مختلفة .

Source: Rorm C.A. Swanson and E.D.H. Elshishiny. 1958. Translocation of sugars in grapes. Plant Physiol. 33:33.

مسافة الانتقال (م)	البيانات/ دليلة/ هم وزن جاف من القلف				فركتوز/ سكروز
	سكروز	جلوكوز	فركتوز	جلوكوز/ سكروز	
82	8005	661	678	0.083	0.085
202	6268	433	481	0.069	0.077
321	5800	397	402	0.069	0.069
429	4615	220	250	0.048	0.054
652	2942	136	126	0.046	0.043
875	1749	75	69	0.043	0.040
1156	900	34	31	0.037	0.034

(٩) إحدى النباتات الخشنة والتي تؤكل ثمارها الغضة من العائلة الوردية - (تحت العائلة الوردية) ولا يتبع

العائلة الترية .

٢- المركبات النيتروجينية Nitrogenous compounds : تنتقل الأحماض الأمينية والأميدات من الأوراق المسنة أو الهرمة (senescent leaves)، والأزهار إلى أماكن النبات الحديثة . وحركة هذه المركبات النيتروجينية تحدث بصفة أساسية في اللحاء .

ودلت تحليلات ميتلر Mittler على « التز » أو النضح اللحاءى (45,46) لعناصر الأنابيب الغربالية لسيقان الصفصاف على وجود أحماض: الجلوتاميك ، الاسبرتيك ، الثريونين ، ألين ، سيرين ، ليوسين ، فالين ، فنيل ألانين والأميدات (أسبراجين ، جلوتامين) - وكذلك حمض ألفا - أمينو - بيوتيريك . وعلى الرغم من أن الأبحاث في هذا الصدد قليلة . إلا أن المتوقع أن يجد الباحثون مستقبلاً معظم الأحماض الأمينية والأميدات الموجودة طبيعياً في النبات - في النز أو النضح اللحاءى . ومن الواضح أن تركيز المركبات النيتروجينية في النز (النضح) اللحاءى يتأثر بالمرحلة التطورية للنبات - فمثلاً - في نبات الصفصاف Salix فإن المركبات النيتروجينية توجد في أعلى تركيزاتها وتنوعاتها خلال مرحلة النمو السريعة للورقة - وكذلك في نهاية موسم النمو عندما تسود ظاهرة شيخوخة الأوراق (60) . أما في خلال الجزء الأكبر من موسم النمو فإن تركيز المركبات النيتروجينية في اللحاء يكون منخفضاً جداً . ولقد وجد زيرمان (69) Zimmermann أن تركيز الأحماض الأمينية والأميدات في نز (نضح) الأنابيب الغربالية لشجرة لسان العصفور الأبيض (اللبدار) white ash يكون في حدود ٠,٠٠١ مول (0.001 M) .

المظاهر العامة (الخصائص العامة) للنقل اللحاءى

General Aspects of Phloem Translocation

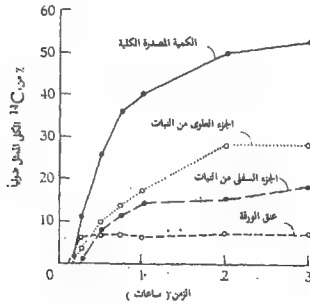
ناقشنا سابقاً تشرح نسيج اللحاء ، وطبيعة المواد العضوية التى تنتقل خلال قنواته . ودعنا الآن ندخل في الاعتبار إتجاه ومعدل حركة هذه المواد ، وكذلك العوامل التى تؤثر على هذا الانتقال مثل درجة الحرارة ، الضوء ، المثبطات الأيضية metabolic inhibitors ، منحدر تدرج التركيز concentration gradient ، نقص العناصر الغذائية ، أثر الهرمونات .

اتجاه الحركة Direction of Movement

الحركة ذات الإتجاهين Bidirectional Movement : تكون حركة المواد العضوية ذات

اتجاهين في النبات - أى أن المواد تنتقل في الاتجاهين المتضادين في آن واحد في ساق النبات الواحد . فتتحرك النواتج الضوء تمثيلية (photosynthate) من الأوراق وربما تنتقل في اتجاه الجذور أو ربما تنتقل في اتجاه القمم النامية (growing points) حيث توجد الأوراق الحديثة الصغيرة والأزهار والثمار النامية . وتحرك المواد العضوية من أعضاء التخزين مثل الجذور الوتدية المخزنة والدرنات والأبصال ، لتغذية البادرات الصغيرة يكون بصفة عامة في الاتجاه إلى أعلى upward direction . كذلك فإن انتقال المواد من الأوراق المسنة « أو الهرمة » إلى الأوراق الصغيرة النامية يكون في الاتجاه إلى أعلى (upward movement) .

وأظهرت دراسات بيدلف وكورى Biddulph & Cory باستخدام $^{14}\text{CO}_2$ وطرق الألقية (fluorescence techniques) - على نباتات الفاصوليا أن الأوراق القريبة من الجذور تنقل النواتج الأيضية metabolites . بصفة أساسية إلى المجموع الجذرى (2) ، أما الأوراق القريبة من قمة النبات فتنتقل النواتج الأيضية إلى قمة الساق Stem apex ، أما الأوراق التى فى الموضع المتوسط فتنتقلها في كلا الاتجاهين . ويوضح شكل (١٥ - ٤) توزيع distribution النواتج الأيضية الموسومة labeled metabolites - بعد إمداد الورقة الابتدائية لنبات قرع الكوسة squash بغاز $^{14}\text{CO}_2$ (67) .



شكل ١٥ - ٤ : توزيع النواتج الأيضية بعد تغذية الورقة الابتدائية لنبات قرع الكوسة بغاز $^{14}\text{CO}_2$ وقد وجد نشاط الإشعاعى في أجزاء النبات العليا والسفلى .

وكما هو واضح في شكل (١٥ - ٤) فإن النواتج الأيضية (metabolites) تتحرك إلى الأجزاء العليا والسفلى من النبات . أى أن طرق النشاط الإشعاعى الموسوم (radioactive tagging techniques) ، توضح بجلاء أن المواد العضوية تتحرك داخل السوق في كلا الإتجاهين في آن واحد والذي لم يمكن معرفته هو هل تتحرك المواد العضوية في الإتجاهين في نفس القناة للحائية الواحدة ، أم في قنوات لحائية مختلفة ؟ وهذه مشكلة صعبة الحل . واستطاع بيدلف وكورى Biddulph & Cory (2) إقامة الدليل على أن الحركة ذات الإتجاهين - في نبات الفاصوليا تحدث في قنوات لحائية منفصلة .

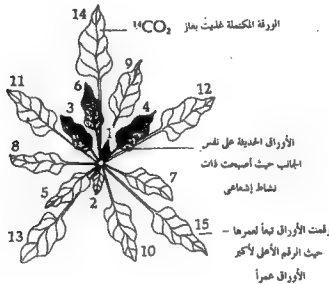
الحركة الجانبية في الإتجاهات المماسية

Lateral Movement in Tangential Directions

أظهرت العديد من الدراسات على نمط الانتقال أن انتقال المواد في قنوات اللحاء يكون على هيئة أو نمط طولى (linear fashion) . أى أن السكريات ترحل من الأوراق وتنساب في تيار الانتقال الرئيسى في كلا الإتجاهين أى إلى أعلى وإلى أسفل على هيئة خط طولى ، ويحدث قليلاً جداً من الحركة الجانبية المماسية . ولقد أتضح أن نزع أوراق defoliation أحد جوانب النبات يسبب نمواً غير متناسقاً (غير متناظر) للنبات ، وفيه يكون نمو الجانب المنزوع الأوراق أقل من الجانب الآخر .

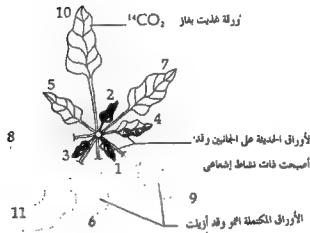
ولقد أدت دراسات جوى Joy (35) على أنماط الانتقال translocation patterns في نباتات بنجر السكر sugar beet إلى نتائج شيقة . فقد وجد جوى Joy أن إمداد إحدى الأوراق بغاز $^{14}\text{CO}_2$ لمدة أربع ساعات أدى إلى وجود النواتج الأيضية الموسومة بعد أسبوع في الأوراق التى فوق الورقة المعاملة مباشرة فقط أو في الجذور التى تلى هذه الورقة مباشرة فقط . وهذه النتائج تتوافق مع الخلاصة القائلة بعدم وجود الانتقال المماسى . ولكن بعد ذلك وجد جوى Joy في تجاربه ، إن إزالة جميع الأوراق المكتملة النمو من أحد جوانب النبات مع ترك الأوراق الحديثة الغير مكتملة فقط في هذا الجانب ، وأمدت إحدى الأوراق المكتملة النمو بغاز $^{14}\text{CO}_2$ على الجانب الآخر الذى تركت عليه الأوراق كلها ، لاحظ جوى Joy في هذه الحالة حدوث الانتقال المماسى . فقد وجدت النواتج الأيضية الموسوم في الأوراق التى في موضع أعلى وأسفل الورقة المعاملة بالكربون المشع ، بل وجدت أيضاً النواتج الأيضية الموسومة في الأوراق الحديثة التى تركت في الجانب المنزوع الأوراق (لاحظ شكل ١٥ - ٥) . ومن الواضح أن هذه

الأوراق الحديثة قد حرمت من النواتج الضوء تمثيلية (photosynthate) ، لأن الأوراق المكتملة النمو التي في جانبها قد أزيلت . ولقد حصلت هذه الأوراق الحديثة على احتياجاتها من النواتج الضوء تخليقية من الأوراق المكتملة النمو التي على الجانب الآخر الذي لم تنزع أوراقه - لذلك حدث الانتقال المماسي .



(أ) توزيع ^{14}C من الورقة المكتملة النمو إلى الأوراق الصغيرة (الحديثة)

في نبات بنجر السكر الكامل .



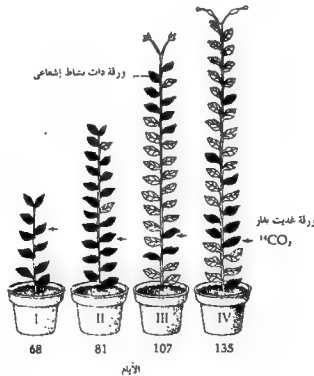
(ب) توزيع ^{14}C من الورقة المكتملة النمو إلى الأوراق الحديثة .

في هذه التجربة أزيلت الأوراق من على أحد جوانب النبات .

شكل ١٥ - ٥: يوضح توزيع ^{14}C في أوراق نبات بنجر السكر - بعد أسبوع من معاملة ورقة واحدة مكتملة بغاز $^{14}\text{CO}_2$.

وقد أظهرت الدراسات الخاصة عن أنماط التوزيع عند مراحل النمو المختلفة لنبات الدخان tobacco عن وجود الانتقال ذي الاتجاهين (bidirectional) والاتجاه المماسي (58) (tangential). وفي هذه التجارب غذيت الورقة السابعة (العد من أسفل النبات) لنباتات الدخان ذات أعمار مختلفة أى ٦٨، ٨١، ١٠٧، ١٣٥ يوماً - بغاز $^{14}\text{CO}_2$ لفترة نصف ساعة فقط. بعدها سُيِّح للورقة أن تقوم بعملية التمثيل الضوئي تحت الظروف الطبيعية لفترة خمس ساعات ونصف. وفي خلال هذه الفترة (الخمس ساعات والنصف) يحدث توزيع للكربون المشع دون حدوث إعادة التوزيع (redistribution) بكميات كبيرة محسوسة. وفي نهاية فترة الخمس ساعات ونصف حُللت الأوراق، السوق، الجذور للكشف عن الكربون المشع ^{14}C . لاحظ شكل (١٥-٦) وجدول (١٥-٢).

ولقد اتضح وجود الكربون المشع في الجذور الخاصة بالأربع نباتات ولكن الكمية الكبرى من هذا الكربون المشع وجدت في السوق. وأظهرت هذه التجربة أن أماكن النبات ذات النشاط الأيضي العالي مثل السيقان النامية والأوراق الحديثة تشكل أماكن جذب (بالوعات) للكربوهيدرات المنقولة، واتضح أيضاً أن الكربون المشع انتقل في الاتجاه العلوي والسفلي في الساق.

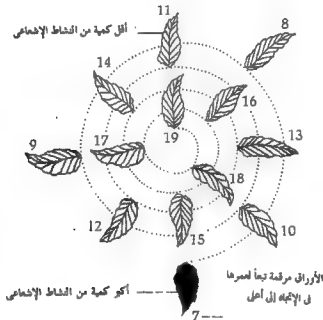


شكل ١٥-٦ : توزيع النشاط الإشعاعي للكربون (^{14}C) في نباتات الدخان مختلفة الأعمار (مختلفة المرحلة التطورية) ولقد حدث الانتقال ذو الاتجاهين وكذلك الانتقال المماسي. تظليل الأوراق يدل على وجود ^{14}C

جدول ١٥ - ٢: شدة النشاط الإشعاعي (ميكرو عد) الموجود في الورقة المعاملة ، والأوراق الأخرى ، السوق ، والجذر - لأربع من نباتات الدخان مختلفة المرحلة التطورية (شكل ١٥ - ٦) .

النبات :				
الجزء النبات	I	II	III	IV
الورقة المعاملة	131.2	155.9	93.3	136.7
الأوراق الأخرى	1.3	6.2	(آثار)	tr
الساق	34.4	10.1	10.8	12.7
الجذر	1.7	0.9	1.8	5.9

عن M. Shiroya, C.D. Nelson, and G. Krotkov, 1961. Translocation of C^{14} in tobacco at different stages or development following assimilation of $C^{14}O_2$ by a single leaf Can. J. Bot. 39:855.



شكل ١٥ - ٧: يوضح نظام ترتيب الأوراق على الساق (Phyllotaxy) توزيع ^{14}C في النبات الثاني (plant II) لى شكل (١٥ - ٦) . وتدل درجة التظليل على شدة النشاط الإشعاعي . رقت الأوراق من الورقة السابقة (أى المعاملة) إلى أعلى حتى رقم ١٩ .

ودعنا الآن نناقش عدم وجود الكريون المشع في الأوراق رقم (١١ ، ١٩) للنبات الثاني (٨١ يوم) ، وبالرجوع إلى شكل (١٥ - ٧) فإننا نجد أن نظام ترتيب

الأوراق phyllotaxy على سيقان هذا النبات يجعل الورقتين رقمى (١١ ، ١٩) فى موضع معاكس تماماً للورقة السابعة . وهى الورقة المعاملة ، ويلاحظ أيضاً أن زيادة المسافة المماسية بالنسبة للورقة المعاملة بغاز $^{14}\text{CO}_2$ - تقلل كمية النشاط الإشعاعى أى أن الأوراق رقم (١٠ ، ١٢ ، ١٥ ، ١٧ ، ١٨) بها كمية من الكربون المشع أكبر من الأوراق رقم (٩ ، ١٣) - وهذه بدورها بها كمية من الكربون المشع أكبر من الأوراق رقم (٨ ، ١٤ ، ١٦) .

أما الورقتان رقما (١١ ، ١٩) فهما فى موضع متعاكس للورقة رقم (٧) المعاملة ، وبذلك لا نجد بهما أى نشاط إشعاعى ، وتدل هذه التجربة على وجود بعض الانتقال المماسى فى نبات الدخان ولكنه بدرجة مؤكدة يكون ثانوياً بالنسبة للانتقال الرأسى أو العمودى .

الحركة الجانبية فى الاتجاهات النصف قطرية (الشعاعية)

Lateral Movement in Radial Directions

لاحظ الباحثون وجود الانتقال النصف قطرى (الشعاعى) من نسيج اللحاء إلى نسيج الخشب فى العديد من النباتات . ولقد قدر أن الانتقال النصف قطرى للنواتج الأيضية الموسومة من اللحاء إلى الخشب فى نبات الفاصوليا يصل إلى حوالى ٢٥٪ من الكمية الكلية الموجودة فى اللحاء (3) . وفى دراسة أخرى على جزء من ساق نبات الصفصاف المورق بغاز $^{14}\text{CO}_2$. واكتشف وجود السكروز الموسوم (^{14}C - Sucrose) فى نضح أو نز نسيج الخشب لهذا الساق (52) . ويعتقد أن الأشعة الوعائية (vascular rays) وهى تمثل اتصالات حية ممتدة بين نسيجي الخشب واللحاء تقوم بتسهيل الحركة الجانبية النصف قطرية بين اللحاء والخشب بدرجة كبيرة .

معدلات الانتقال وسرعاته (Translocation Rates and Velocities)

عندما تأخذ فى الاعتبار كميات المواد التى يحتاجها النمو السريع لأعضاء التخزين ، نستطيع أن نتصور أهمية معدلات الانتقال للمواد فى نسيج اللحاء . ولقد قدر الباحثون الأوائل هذه المعدلات عن طريق حساب الزيادة فى الوزن الجاف للثمار والدرنات والجدور المخزنة والأعضاء الأخرى التى تسحب كميات كبيرة من المواد من القنوات اللحاءية ، ولكن هذه الطريقة لها مشاكل وصعوبات كثيرة . ويجب الأخذ فى الاعتبار

حسابات أخرى عديدة قبل أن نحسب المعدل الحقيقي للانتقال ، فمثلاً يجب الأخذ في الاعتبار التخليق المحلى للنواتج الأيضية ، إذا كنا ندرس معدل الانتقال في نسيج يقوم بعملية التمثيل الصوى . كذلك يجب حساب الفقد الناتج عن التنفس أو إعادة توزيع النواتج الأيضية ، وفي أحوال عديدة فإنه لا يمكن قياس هذا الفقد بطريقة مباشرة ، لذا فإن معدلات الانتقال المحسوبة بهذه الطريقة تعطينا مؤشراً فقط عن الانتقال الفعلى الذى حدث .

طرق اقتفاء الأثر Tracing Techniques

أتاحت طرق اقتفاء الأثر حساب معدلات مضبوطة بدرجة ما للانتقال . وفي هذه الطرق تغذى إحدى أوراق النبات بغاز ، $^{14}\text{CO}_2$ ، وبذلك يتم تمثيل الكربون المشع ، ثم نتتبع النواتج الأيضية الموسومة ، أى ذات النشاط الإشعاعى - على مسافات مختلفة من الساق - ويوضح جدول (١٥ - ٣) بعض معدلات الانتقال المقدره بهذه الطريقة . وإذا أخذنا في الاعتبار المساحات الضيقة المتاحة من الأنابيب الغربالية لعملية الانتقال داخل اللحاء - فإننا نندهش لهذه المعدلات المرتفعة من الانتقال والمقدرة في جدول (١٥ - ٣) وتزداد هذه الدهشة إذا علمنا إن النواتج الأيضية يجب أن تعبر الآلاف من

جدول ١٥ - ٣ : معدلات الانتقال في أنواع نباتية مختلفة كما قدر بطريقة اقتفاء أثر المواد المشعة إشعاعياً .

المعدل	المرجع
سم / ساعة	
النبات	
فاصوليا حمراء	107 Biddulph and Cory, 1957
بذير السكر	85-100 Kursanov et al., 1953
عنب	60 Swanson and El-Shishiny, 1958
صلصال	100 Weatherley, Peel, and Hill, 1959
قصب السكر	84 Hartt et al., 1963
كوسة	290 Webb and Gorham, 1964
فول الصويا	100 Vernon and Aronoff, 1952
قرع عسل	40-60 Pristupa and Kursanov, 1957

الحواجز الغريبالية (الصفائح الغريبالية) عند خروجها من الورقة إلى أن تصل الجذور . ولقد استنتج كل من وينرلى وبيل وهل Weatherley, Peel & Hill (66) أن إحدى النواتج الأيضية لكى تمر فى لحاء ساق الصفصاف لمسافة ١٦ سم لا بد لها من أن تعبر من خلال ١,٦٠٠ - ٢٠٠٠ صفيحة غريبالية - وفى آخر هذه الفصل سنناقش الآليات التى توضح كيف يكون معدل الانتقال عالياً بهذه الطريقة على الرغم من وجود معوقات كثيرة فى القنوات اللحاءية .

اختلاف معدلات الانتقال تبعاً لاختلاف النواتج الأيضية

Different Metabolites With Different Translocation rates

لاحظ العديد من الباحثين اختلاف معدلات الانتقال تبعاً للنواتج الأيضية فمثلاً - إذا غذيت أوراق نبات الفاصوليا البالغ من العمر ١٢ يوماً - بمحاليل مختلفة من الماء المحتوى على نظير الهيدروجين المشع التريتيوم (³H) ، Tratiated water (THO) ، ³²P ، والسكروز الموسوم (¹⁴C - Sucrose) فإننا نحصل على معدلات مختلفة من الانتقال لكل مادة من المواد السابقة (3) ، فالسكروز يتحرك بمعدل أسرع نسبياً (١٠٧ سم/ ساعة) ، ويتحرك كل من الفوسفور المشع والماء الموسوم بمعدل يصل ٨٧ سم/ ساعة . ولقد تحصل كل من جاج وأرونوف Gage & Aronoff (21) على نتائج مشابهة عندما استعملوا الفركتوز الموسوم (¹⁴C - fructose) والماء الموسوم (THO) بالتريتيوم - لأنعاق الورقة المفصولة لنبات فول الصويا والبالغ من العمر ثلاثة أسابيع - ولقد وجد الباحثان أن سكر الفركتوز الموسوم قد انتقل بمعدل أسرع من الماء الموسوم - واقترح الباحثان أن كلاً من السكريات والماء مستقلان بدرجة كبيرة عن بعضهما البعض فى انتقالهما داخل اللحاء . هذا بالإضافة إلى أن دراسات نيلسون وجورهام Nelson & Gorham (51) - دلت على أن الأحماض الأمينية تنتقل داخل اللحاء بمعدلات مختلفة عن السابق الإشارة إليها .

العوامل المؤثرة على عملية الانتقال Factors Affecting Translocation

توجد عوامل عديدة تؤثر على معدل الانتقال فى النباتات - وأهمها درجة الحرارة ، الضوء ، المثبطات الأيضية ، تدرج التركيز ، نقص العناصر الغذائية والمهرمونات

(١) tritium كلمة يونانية تعنى الثالث third وهذا النظير المشع يحوى نواته على بروتون واحد وعدد ٢ نيوترون - وهو النظير الوحيد للمشح للهيدروجين .

النباتية - ولا تمثل هذه العوامل المذكورة كل العوامل التي تؤثر على العملية ، ولكنها درست باستفاضة .

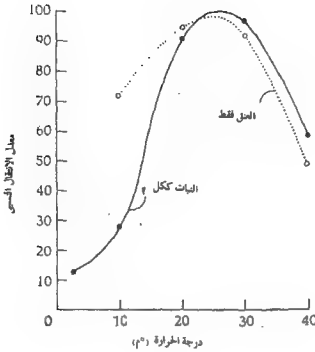
درجة الحرارة Temperature

إذا تغيرت درجة الحرارة المحيطة بالنبات - وقدرنا الزيادة أو النقص في الوزن الجاف لأعضاء النبات المختلفة ، فإننا نحصل على قياسات غير مباشرة لمعدلات الانتقال ، وبهذه الطريقة على أساس أن الوزن الجاف لعنق ما يعكس معدل انتقال الذائبات إلى هذا العضو . وباستخدام الطريقة السابقة استنتج كل من هيويت وكورتس (Hewitt & Curtis) (33) أن درجة الحرارة المثلى للانتقال في نبات الفاصوليا تقع ما بين ٢٠ - ٣٠ °م .

ويجب أن نتذكر أنه بتعرض النبات لمجال حراري محدد فإن جميع عمليات الأيض المختلفة تتأثر بهذه الحرارة ، لذلك لا نستطيع أن نحصل على الصورة الحقيقية لتأثير الحرارة على معدل الانتقال في حد ذاته . وحاول كل من إسوانسون وبوهننج (61) Swanson & Böhning حل هذه المشكلة وذلك باستخدام معاملات الحرارة الموسمية (Localized temperature treatments) وفي هذه التجربة بُعِيَّ نبات الفاصوليا على درجة حرارة ٢٠ °م \pm ١ ووضع عنق إحدى الأوراق داخل اسطوانة حرارية معزولة ومغلقة (temperature - jacket) . بينما غمس النصل في محلول سكروز ، ووضع النبات كله داخل خزانة (كابينة) مظلمة حيث حفظت درجة الحرارة ثابتة ٢٠ °م \pm ١ ، وهكذا فإن النبات ككل يكون معرضاً للدرجة حرارة ثابتة واحدة - باستثناء عنق الورقة - وبعد مرور ١٣٥ ساعة من المعاملة أخذت الزيادة في طول الساق كمقياس لمعدل انتقال السكروز خلال العنق إلى الساق (لاحظ شكل ١٥ - ٨) .

وتوافقت النتائج في هذه التجربة مع نتائج (Hewitt & Curtis) بدرجة كبيرة ، والتي عُرض فيها النبات ككل لتغيرات في درجة الحرارة . والنقطة المهمة التي أظهرتها تجارب Swanson & Böhning هي أن انتقال الذائبات تتأثر بدرجة الحرارة بطريقة مشابهة للعمليات الفسيولوجية الأخرى ، أي أن معدل الانتقال يزداد بزيادة درجة الحرارة حتى يصل إلى الحد الأقصى ثم ينقص المعدل بعد ذلك بسبب التأثيرات الضارة للحرارة المرتفعة .

وحديثاً أمكننا الحصول على معدل انتقال السكريات الموسومة تحت تأثير درجات

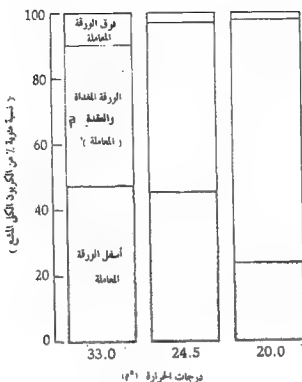


شكل ١٥ - ٨ تأثير درجة الحرارة على معدل انتقال الكربوهيدرات في عنق ورقة واحدة - وفي النبات ككل (غمس النصل في محلول سكرورز) .

عن C.A. Swanson and R.H. Bohning, 1951, Plant Physiol. 26:557 and S.P. Hewitt and O.F. Curtis, 1948, Am. J. Bot. 35:746.

الحرارة المختلفة ، عندما غذيت نباتات قصب السكر (sugar cane) بغاز $^{14}\text{CO}_2$ لإزداد معدل الانتقال بزيادة درجة الحرارة ، وعندما عرضت النباتات لدرجات حرارة مقدارها ٢٠ ، ٢٤,٥ ، ٣٣,٥ م كان معدل الانتقال كالآتي : ٨٤ سم/ ساعة ، ٩٣,٦ سم/ ساعة ، ١٢٠ سم/ ساعة (29) ويوضح شكل (٩ - ١٥) توزيع النشاط الإشعاعي بعد ٩٠ دقيقة من تعريض النبات لغاز $^{14}\text{CO}_2$ على درجات الحرارة السابق ذكرها .

وتؤثر درجة حرارة الجنور على اتجاه الانتقال أى إلى أعلى أو أسفل الورقة المعاملة بغاز $^{14}\text{CO}_2$ ولقد وجد هارت Hartt (29) أن حفظ درجة حرارة الجنور عالية عن درجة حرارة السوق يزيد من معدل الانتقال إلى الجنور ويقلله إلى السوق (القمة) - وعندما

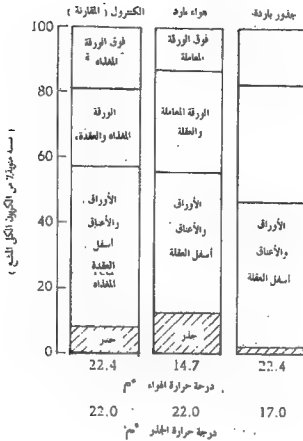


شكل ١٥ - ٩ تأثير درجة الحرارة على توزيع ^{14}C في نبات قصب السكر - بعد ٩٠ دقيقة من تعريض ورقة واحدة لغاز $^{14}\text{CO}_2$.

من : C.E. Haritt. 1965. Plant Physiol. 40:74.

عكس الوضع أى كانت درجة حرارة السوق أعلى من درجة حرارة الجذور زاد معدل الانتقال إلى القمة ونقص معدل الانتقال إلى الجذور . ونستطيع أن نستنتج من شكل (١٥ - ١٠) أن جذور وقمم نباتات قصب السكر تشكل أماكن سحب أو جذب (بالوعات) للسكريات الموسومة ^{14}C - Sugars والمنقولة من الورقة المعاملة .

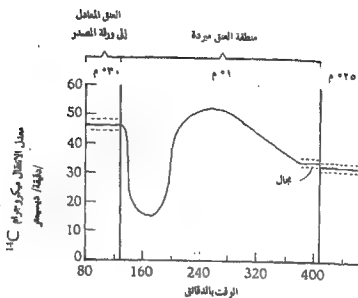
ويزيد معدل تنفس هذه الأعضاء النباتية بزيادة درجة الحرارة . لهذا فإن زيادة حرارة الجذر عن حرارة الساق تؤدي إلى زيادة معدل الانتقال إلى أسفل ، كذلك يزداد معدل الانتقال إلى أعلى (القمة) إذا ازدادت حرارة السوق عن حرارة الجذور . وتؤثر درجة الحرارة على العمليات الأيضية المستولة عن إفراز السكريات في الأنابيب الغربالية عند الأنسجة المصدرة (أنسجة الإمداد) وإفرازها من الأنابيب الغربالية عند أماكن السحب أو الجذب عند البالوعة أو أنسجة الاستقبال ، لهذا تتحكم درجة الحرارة في معدل الانتقال كما أثبت التجارب في قصب السكر (63، 23) . وإذا بردت أماكن السحب أو



شكل ١٥ - ١٠ توزيع الكربون المشع ^{14}C بعد ستة أيام من المعاملة - ويوضح الشكل تأثير درجة حرارة كل من الجذر والساق على معدل الانتقال - لاحظ عندما حفظت الجذور على درجة حرارة أعلى من درجة حرارة السوق . زاد معدل الانتقال إلى الجذور ونقص المعدل إلى القمة وعندما حفظت الجذور على درجة حرارة أقل من السوق نقص معدل الانتقال إلى الجذور ولكنه زاد إلى القمة .

من : C.E. Hartt. 1965. Plant Physiol. 40:74.

البالوعات على درجة حرارة $1^{\circ}C$ فإننا نلاحظ إنحدار وسقوط واضح في معدل الانتقال للمواد الضوء تخليقية الموسومة إلى معدل ثابت جديد تصل قيمته إلى حوالي ٣٥ - ٤٥٪ من المعدل الأصلي السابق قبل التبريد (23) ، فإذا أوقف التبريد فإن المعدل السابق يسترد أو يستعاد . وترجع حالة الثبات في معدل الانتقال في حالة استخدام درجة الحرارة المنخفضة لأماكن البالوعات (Sinks) - على الأرجح إلى الإفراز النشط لنواتج التمثيل الضوئي - في الأنابيب الغربالية - من الورقة المعاملة والتي تكون في درجة حرارة غير مثبطة لعملية الإفراز . ونحصل على نتائج مختلفة لنفس النبات وذلك إذا استخدمنا درجات حرارة منخفضة (من ١ - ٢٥°C) لمناطق أخرى بخلاف المصدر والبالوعة (الورقة المعاملة وأماكن الجذب أو السحب) - مثل أعناق الأوراق (63) .



شكل ١٥ - ١١: معدل عملية الانتقال خلال فترة ٤٠٠ دقيقة - وقد حسب المعدل على أساس تراكم الكربون المشع في البالوعة ككل (جميع الأجزاء النباتية البعيدة عن المنطقة الباردة) لكل دقيقة لكل ديسيمتر من السطح الورق المعادل . حدد وقت الصفر من بداية المعاملة بغاز $^{14}\text{CO}_2$. بردت منطقة العنق إلى درجة 5°C - 2°C من 130 دقيقة حتى 410 دقيقة بعد المعاملة .

C.A. Swanson and D.R. Geiger. 1967. Plant Physiol. من :

فإذا بردت منطقة قدرها 2 سم من عنق الورقة إلى درجة 5°C م بينما ظل باقي النبات على درجة حرارة قدرها 30°C م فإننا نلاحظ انخفاض سريع لمعدل انتقال النواتج الضوء تخليقية الموسومة ^{14}C - Photosynthate ، ولكن في فترة مناسبة - يحدث تكيف حراري (Thermal adaptation) - ويحدث استرداد للمعدل الأصلي ، وفي هذه الحالة فإن إعادة تدفئة العنق الورقي إلى درجة حرارة 25°C م يكون تأثيره بسيطاً على معدل الانتقال (لاحظ شكل ١٥ - ١١) .

ونبات بنجر السكر (sugar beet) له المقدرة على تكيف نظام النقل اللحائي الخاص به لدرجات الحرارة الباردة - لذلك يوصف بأنه « نبات مقاوم للبرودة » (chilling-tolerant plant) أما نبات الفاصوليا والذي يحدث به تثبيط واضح لنظام النقل اللحائي في حالة البرودة (من 1°C - 2°C م) يوصف بأنه نبات حساس للبرودة (chilling-sensitive plant) ، وتوجد أدلة على أن تبريد هذه النباتات الحساسة للبرودة يثبط النقل اللحائي عن طريق الانسداد الميكانيكي للصفائح الغشائية وليس بسبب التثبيط المباشر لإحدى العمليات الحيوية التي تتحكم في الانتقال (24) .

وقد لاحظ الباحثون حالة مشابهة في حالة نباتات القطن المعرضة لدرجات الحرارة المرتفعة . فقد لاحظوا تكوين سدادات الكالوز (callose) في عناصر الأنابيب الغربالية عند تعرض نباتات القطن لدرجة حرارة أعلى من 40°C لمدة ١٥ دقيقة فقط (40, 56) وبذلك تسبب درجة الحرارة المرتفعة نقص معدل الانتقال عن طريق تكوين الكالوز الذى يسبب ضيق (قِمَطُ/ تقليس) ثقبوب الصفيحة الغربالية ، ولقد وجد أنه يمكن استرداد المستوى العادى أو الطبيعى من معدل الانتقال في خلال ست ساعات بعد إعادة النباتات إلى درجة الحرارة الملائمة (41) .

الضوء Light

كما سنرى فيما بعد في فصل لاحق أن معدل تمثيل CO_2 يزيد بزيادة شدة الضوء ، كذلك تزيد نسبة الجذر المجموع الخضرى مقدرة بالوزن الجاف كلما زادت شدة الإضاءة ، وهذا يدل على أن معدل الانتقال إلى الجذر يزيد عن معدل الانتقال إلى الساق في حالة زيادة شدة الضوء لاحظ جدول (١٥ - ٤) .

جدول ١٥ - ٤ : يوضح زيادة نسبة الجذر المجموع الخضرى مقدرة بالوزن الجاف لنبات القمح - بزيادة شدة الإضاءة .

شدة الضوء ، (قدم/مجمعة)	نسبة جذر المجموع الخضرى
200	0.14
500	0.17
1000	0.27
1750	0.32
2500	0.32
5000	0.43

من Data of D.J.C. Friend, V.A. Helson, and J.E. Fisher, as reported by C.D. Nelson, 1963. *Environmental Control of Plant Growth*. New York: Academic Press.

وأدت دراسات نيلسون وجراهام Nelson & Garaham (50) عن معدل انتقال نواتج الأيض الموسومة - تحت ظروف الضوء والظلام إلى نتائج مهمة - فقد سمحوا لنباتين من

نباتات فول الصويا. عمر كل منهما ثلاثين يوماً. أن يقوموا بعملية التمثيل الضوئي في وجود $^{14}\text{CO}_2$ لمدة خمس عشرة دقيقة ، بعد ذلك سمح لنبات واحد أن يمكث في الضوء لمدة إضافية قدرها ثلاث ساعات - بينما وضع النبات الثاني في الظلام لمدة ثلاث ساعات أيضاً ، ثم حلت أجزاء كلًا من النباتين ، وأظهرت النتائج حدوث انتقال في حدود حوالي ٢٪ من الكمية الكلية للنشاط الإشعاعي إلى قمة الساق (stem tip) وانتقال في حدود ٤,٤٪ إلى الجذور وذلك في النباتات التي عرضت لثلاث ساعات لإضاءة إضافية . بينما في النباتات التي وضعت لفترة ثلاث ساعات في الظلام حدث انتقال في حدود ٠,٥٪ إلى قمة الساق وحدث انتقال في حدود ١٦,٥٪ إلى قمة الجذر ، ونستطيع أن نستنتج من هذه البيانات أن الظلام . يشجع الانتقال بدرجة كبيرة إلى الجذور عن الانتقال إلى السوق .

وأظهرت الدراسات أيضاً أن معدل الانتقال يتأثر بنوعية الضوء الساقط على النبات . فقد وجد هارت Hartt (30) أن معدل انتقال النواتج الضوء تخليقية الموسومة بالكربون ^{14}C يزداد في أنصال أوراق قصب السكر المفصولة ، وذلك في وجود الضوء الأحمر والضوء الأزرق .

ولقد دعمت نتائج هارت Hartt نوعاً ما وذلك باكتشاف أن الضوء الأحمر يزيد أيضاً من امتصاص السكروز الموسوم (^{14}C - Sucrose) في ريشة (plumule) بادرات البسلة الشاحبة ظلامياً etiolated (25, 26) .

المثبطات الأيضية Metabolic Inhibitors

لقد أظهرت التجارب (28, 36, 64, 68) أن المثبطات الأيضية مثل 2,4 - dinitrophenol (DNP) (٢ ، ٤ - ثنائي النيتروفينول) ، الزرنيخيت arsenite ، آزيد azide ، أيودوخلات iodoacetate ، فلوريد fluoride ، سيانيد الهيدروجين hydrogen cyanide - تثبط انتقال المواد الكربوهيدراتية . ولا يعرف بالضبط ما إذا كان المثبط الأيضي يؤثر على أيض عناصر اللحاء الموصلة نفسها أم يؤثر على أيض الخلايا المصدرة للمواد الكربوهيدراتية والخلايا المستقبلة (البالوعات) . فقد يرسل المثبط الأيضي إلى خلايا النسيج المتوسط (الميزوفيل) في الورقة حيث يثبط عملية انتقال النواتج الضوء تخليقية من خلية إلى أخرى وبذلك يثبط الانتقال إلى عناصر اللحاء الموصلة ، وقد يرسل المثبط الأيضي إلى خلايا أماكن الجذب أو السحب وهي البالوعات Sinks - حيث يعوق

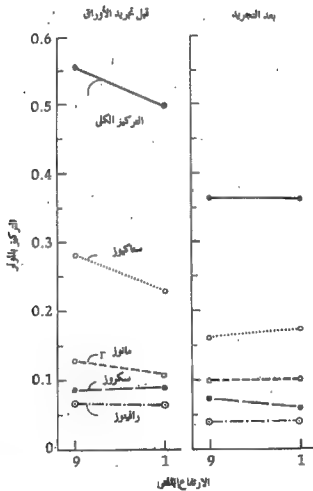
ترسيب وتخزين النواتج الأيضية المنتقلة ، وفي كلتا الحالتين فإن معدل الانتقال يبطئ - ومن الجدير بالذكر أن سوانسون Swanson (60) ذكر في استعراضه عن هذا الموضوع أن نتائج تجارب المثبطات الأيضية تدل على أن معدل الانتقال يرتبط بأبيض الأنسجة المصدرة (أنسجة الإمداد) وأنسجة المستقبل (البالوعات) أكثر مما يرتبط بأبيض الخلايا الموصلة نفسها (الأنابيب الغربالية) . ودلت الأبحاث التي أجريت على بادرات فول الصويا (28) ، والخروع Caster bean (36) على أن مثبط داي نيتروفينول (DNP) يبطئ الانتقال عن طريق تثبيط العمليات الأيضية المسؤولة عن حركة النواتج الضوء تخليقية إلى داخل وخارج الأنابيب الغربالية ، ولا يؤثر المركب (DNP) على عملية الانتقال داخل الأنابيب الغربالية .

ولقد وجد كل من سيج وسوانسون Sij & Swanson (59) أن الانتقال اللحائى (phloem translocation) في أنسجة عنق ورقة القرع العسلى Squash يتقدم بصورة طبيعية تحت الظروف اللاهوائية - بعد فترة تكيف قصيرة - ومرة ثانية تؤيد هذه التجارب الرأى القائل أن المثبطات مثل السيانيد cyanide لا تثبط الانتقال اللحائى نتيجة لتثبيطها لأبيض العناصر الموصلة - بل تبدى المثبطات الأيضية أثرها بانتقالها إلى مناطق الإمداد أو أماكن الجذب أو السحب (البالوعات) أو مناطق الاستقبال حيث تثبط عمليات التمثيل الضوئى والتخزين والترسيب . لكن كورسانوف Kursanov (37) أكد على دور الأبيض في عملية الانتقال داخل اللحاء ، وبالأخذ في الاعتبار نتائج هذه التجارب نستطيع أن نقول أن المثبطات الأيضية لها أثر ولو جزئياً على عملية الانتقال من خلال تأثيرها على أبيض العناصر الموصلة نفسها .

منحدر تدرج التركيز Concentration Gradient

يعتقد العلماء ان اتجاه سريان السكر في الأنابيب الغربالية يكون في اتجاه تدرج تركيز السكريات الكلية - أى من المكان الأعلى تركيزاً إلى المكان الأقل تركيزاً في السكر . وأظهرت الأبحاث المبكرة لكل من Mason & Maskell (42, 43) أن انتقال السكريات في نبات القطن يسلك بنمطية الانتشار (diffusion) ، أى أن هناك علاقة بين معدل الانتقال وتدرج تركيز السكريات في اللحاء ، ولقد وجد الباحثان أن اتجاه الانتقال يكون باستمرار من المنطقة ذات التركيز العالى إلى المنطقة ذات التركيز الأقل ، ووجدوا كذلك أن نزع أوراق النبات (تجريد من الأوراق) defoliation يسبب اختفاء تدرج التركيز

بالسكرات - (لاحظ أيضاً استعراض ماسون وفيليس Mason & Phillis (44)). ولقد وجد زيمرمان Zimmermann (69, 70, 71, 72) إنحدار تدرجى . التركيز في سيقان نباتات لسان العصفور الأبيض^(١) white ash - يكون في حلود ٠,٠١ مول/ متر ، ويكون هذا التدرج موجباً في الاتجاه إلى أسفل داخل جزع الشجرة . وأظهرت كذلك تجارب هذا العالم على تجريد أوراق النبات (defoliation) توافقاً مع تجارب مانسون وماسكيل Manson & Maskell السابق ذكرها . ولقد وجد زيمرمان Zimmermann - أن تجريد النبات من الأوراق لإزالة الإمداد الكربوهيدراتي يسبب اختفاء تدرج تركيز السكريات في الأنابيب الغربالية وعلى أى حال - فإن تدرج تركيز بعض السكريات في هذه الحالة يكون سلبياً بدرجة بسيطة - لاحظ شكل (١٥ - ١٢)



شكل ١٥ - ١٢ : تدرج التركيز في جذع شجرة الدرور (لسان العصفور *Fraxinus americana*) قبل وبعد نزع الأوراق يخفى تدرج التركيز بنزع الأوراق . بعض التدرج يصير سلبياً نوعاً ما .

عن : M.H. Zimmermann. 1958. Plant Physiol. 33:213.

(١) اسمه العلمى (*Fraxinus americana* L.) من عائلة *Oleaceae* وهو من أشجار الأخشاب الجيدة .

وسنناقش أهمية تدرج التركيز للسكريات في اللحاء مع الجزء الخاص بآلية الانتقال .

نقص العناصر الغذائية Mineral Deficiencies

اختصت معظم الدراسات التي تناولت أثر العناصر الغذائية على الانتقال اللحاء بعنصر البورون - فقد وجد كل من جوخ ودوجر Gauch & Dugger (22) أن امتصاص وانتقال السكروز الموسوم بورقة الطماطم والفاصوليا المغموستين في محلول من السكروز الموسوم ^{14}C - sucrose قد ازداد بدرجة واضحة نتيجة لإضافة عنصر البورون إلى المحلول السكرى . ويقترح هذان العالمان وجود مركب أو معقد ينشأ بين البورون والسكروز وهذا المركب يمر بسهولة من خلال الأغشية الخلوية بدرجة أكبر من مرور السكروز بمفرده . ومن الجدير بالذكر أن البورون يشجع انتقال منظمات النمو بدرجة كبيرة - مثل D - 2,4 إندول حمض الخليك (LAA) ، ٢ ، ٤ ، ٥ - ترازى كلوروفينوكسى حمض الخليك (2,4,5-T) ونفثالين حمض الخليك (NAA) إذا استعملت مع السكروز (22) .

وبخلاف تأثيرات البورون فإننا نعرف القليل عن تأثير العناصر الغذائية على الانتقال داخل اللحاء ، وهل يؤثر نقص العنصر على عملية الانتقال داخل اللحاء في حد ذاتها أم يؤثر عن طريق تحويل عمليات الأيض لأنسجة الإمداد supplying tissues وأنسجة الاستقبال receiving tissues - فهذا غير معروف .

الهرمونات Hormones

يرتبط وجود الهرمونات النباتية بمراكز النمو النشطة في النبات ، وعلى الأقل فإن الهرمونات لها تأثير قوى غير مباشر على الانتقال اللحاء . وكما هو معروف فإن الهرمونات النباتية تشجع نمو الخلايا والأنسجة النباتية ، وهذا يتطلب إمداداً ونقلًا للنواتج الأيضية بدرجة كبيرة لمقابلة متطلبات النمو النباتية والطاقة .

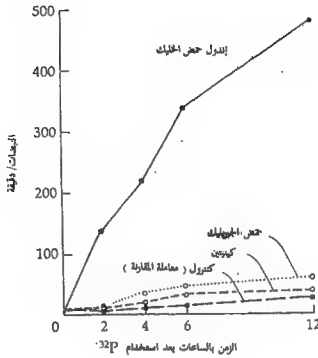
ويعتقد كثير من الباحثين أن أبيض مراكز النمو (أى البالوعات) لها تأثير قوى على الانتقال اللحاء ، وبذلك تتحكم الهرمونات النباتية مثل السيبتوكينين وإندول حمض الخليك وحمض الجبيليك ولو جزئياً في عملية الانتقال اللحاءى .

والمعروف أن الكينيتين Kinetin (سيتوكينين صناعي) يؤثر على استقبال المركبات النيتروجينية الذائبة (47) . فمثلاً إذا نزعنا إحدى أوراق نبات الدخان *Nicotiana rustica* - يحدث انتقال للمركبات النيتروجينية الذائبة من النصل إلى العنق ، وبذلك لا تحدث عملية تجديد للبروتين في النصل لذا يتحول إلى اللون الأصفر ، أما إذا رش النصل بالكينيتين فإنه يظل أخضر اللون بسبب عدم رحيل المركبات النيتروجينية الذائبة من النصل إلى العنق - زد على ذلك - إذا رش نصف النصل بالكينيتين - فإن المواد النيتروجينية الذائبة تنتقل من نصف النصل الغير مرشوش إلى النصف المرشوش ، وبعبارة أخرى فإن الكينيتين يشجع تراكم المركبات النيتروجينية الذائبة وسناقش هذا الموضوع بالتفصيل في الفصل العشرين .

وإذا قطعنا القمة النامية (decapitation) لنبات الفاصوليا والبسلة ، ووضعنا عجينة من اللانولين على سطح القطع فإننا نلاحظ تراكم قدر بسيط من الفوسفور المشع (^{32}P) أو السكروز الموسوم ^{14}C sucrose في السلامة المفصولة القمة النامية (decapitated internode) عندما تضاف تلك المركبات المشعة إلى الجزء السفلي من الساق .

أما إذا وضعنا أندول حمض الخليك في عجينة اللانولين يحدث تراكماً كبيراً لهذه المركبات الموسومة في السلامة المفصولة القمة النامية (أى السلامة التى تحت عجينة اللانولين) (22, 9) . ومن الجدير بالذكر أن كلاً من الكينيتين وحمض الجبريليك، يحدثان تأثيراً ضعيفاً في مثل هذه الأحوال . لكن التأثير المشترك لكل من الكينيتين (IAA) أو الجبريلين (IAA) يكون مشجعاً بدرجة كبيرة وواضحة لعملية الانتقال داخل اللحاء ، ويوضح شكل (١٥ - ١٣) تراكم الفوسفور المشع في السلامة مفصولة القمة كنتيجة لاستخدام الهرمونات النباتية .

وقد تحصل كل من نيلسون وكروتوف Nelson & Krotov (32) على نتائج مشابهة بدرجة ما مع نبات فول الصويا (soybean) . فعندما أزال هذان العالمان المرستيم القمى للنبات ، ووضعوا بدلاً منه محلول مائى من أندول حمض الخليك مع حمض الجبريليك ، ثم عرضوا ورقة واحدة من النبات لغاز $^{14}\text{CO}_2$ لمدة ثلاثين دقيقة ، ثم قدروا توزيع الكربون المشع في أجزاء النبات المختلفة واتضح من هذه التقديرات أن كلاً من الهرمونين سبب زيادة في الكمية الكلية للنواتج الضوء تخليقية المحتوية على الكربون المشع ^{14}C - photosynthate المنقولة ، كذلك زاد معدل الانتقال .



شكل ١٥ - ١٣ يوضح تراكُم الفوسفور المشع ^{32}P خلال فترة ١٢ ساعة في سلاميات الفاصوليا المنصولة القمة والاستجابة المترتبة على استخدام إندول حمض الخليك ، الكيتين ، حمض الجلييك .

من : A.K. Seth and P.F. Wareing. 1967. J. Exp. Bot. 18:65.

كذلك إذا عوملت جذور كرمة العنب (grapevine roots) بمركب البنزيل أدينين (BA) (benzyl adenine) - يترتب على هذه المعاملة زيادة واضحة في كمية النواتج الضوء تخليقية الموسومة المنقولة إلى الجذور - بعد معاملة الأوراق بغاز $^{14}\text{CO}_2$ (57) - فضلاً عن ذلك فإن كمية الأحماض الأمينية الموسومة المنقولة إلى الجذور قد زادت أيضاً ، وأدت هذه النتائج إلى اقتراح أن السيتوكينين له تأثير مشجع واضح على حركة وانتقال العديد من المواد المختلفة في النبات .

آليات (ميكانيكيات) النقل اللحاء Mechanisms of Phloem Transport

تقدم العديد من الباحثين بنظريات عدة لتفسير كيفية انتقال نواتج التمثيل الضوئي في اللحاء . وإحدى هذه النظريات القديمة والمستبعدة الآن تقول أن انتقال المواد يكون نتيجة لحركة الانسياب البروتوبلازمي protoplasmic streaming ، وتكون هذه النظرية العالم دى فري

في عام ١٨٥٥ م (de Vries) . ويقول دى فري أن دقائق الذائبات تكون ممسوكة في السيتوبلازم الدوار الخاص بعناصر الأنابيب الغربالية ، وبذلك تحمل الذائبات من أحد أطراف الخلية إلى الطرف الآخر ، وتمر هذه الدقائق من خلال الصفائح الغربالية عن طريق الانتشار داخل الأشرطة السيتوبلازمية الرابطة للعناصر الغربالية .

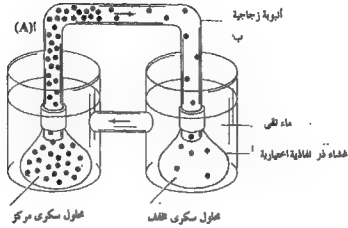
ولقد اتضح بعد ذلك أن نظرية الانسياب البروتوبلازمي لا تستطيع أن تعلل لنا الكثير من معلوماتنا الحاضرة عن النقل اللحاق .

ويعتبر الانتقال من المصدر إلى المصب أو البالوعة Source-sink translocation أحسن تفسير وذلك عن طريق ربط النقل النشط لدخول وخروج النواتج الضوء تخليقية في اللحاء مع ميكانيكية الانسياب الضغطي .

نظرية الانسياب الضغطي (الكتل) لمنخ Münsh Pressure Flow Hypothesis

شرح منخ الأسس الفسيولوجية لنظرية الانسياب الضغطي أو الكتل في عام ١٩٣٠ (48) - ويعتقد منخ أن هناك انحدار تدرج ضغط الامتلاء (turgor pressure gradient) بين أنسجة الإمداد (المصدر) supplying tissues وأنسجة الاستقبال receiving tissues (sink) - أو المصب أو البالوعة .

وتبعاً لهذه النظرية فإن النواتج الأيضية (metabolites) تنتقل سلبياً في الاتجاه الموجب لتدرج التركيز - أى بعبارة أخرى (في داخل نظام الانسياب الضغطي) - يوجد أنسياب للذائبات والماء في اتجاه واحد (unidirection) داخل الأنابيب الغربالية ، وهذا الانسياب يكون تبعاً لانحدار تدرج الضغط الامتلائي (turgor pressure gradient) - ويوضح شكل (١٥ - ١٤) نظاماً ميكانيكياً مادياً لنظرية الانسياب الضغطي أو الكتل - في هذا النظام فإن كلاً من أ ، ب يمثل أزموميتر osmometer يغذ الماء فقط (أى شبه منفذ) ، ويحتوى أزموميتر (أ) على محلول مركز بالنسبة لأزموميتر (ب) ، وكلاهما مغموران في ماء مقطر ويتصل الوعاءان الخاصان بأزموميتر (أ) ، (ب) بقناة (channel) تعطي قليلاً من المقاومة لانسياب الذائبات والماء . وبما أن هذا النظام نظام مغلق والأغشية الخاصة بالأزموميترات أغشية شبه منفذة أى لها صفة النفاذية الاختيارية .



شكل ١٥ - ١٤: نظام ميكانيكي يوضح نظرية منخ للأنسحاب الضغطي أو الكتل - وفي هذا النظام ينساب الماء إلى المحلول السكري المركز (أ) فيولد ضغطاً يسبب سريان المحلول السكري المركز إلى الجانب الآخر (ب) ويستمر السريان حتى يحدث الاتزان أو يتساوى جهد الماء في القسمين .

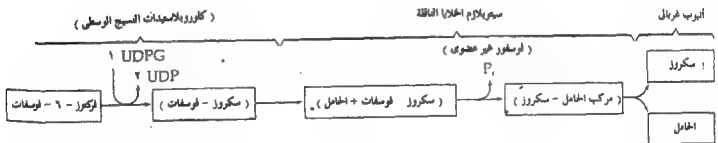
أو الانتخابية (semipermeable or differential permeability) وبذلك يدخل الماء إلى كل من (أ) ، (ب) ويولد ضغطاً امتلائياً - ويولد أزموميتر (أ) ضغطاً إمتلائياً أعلى من الضغط الإمتلائى لأزموميتر (ب) لأنه يحتوى على محلول سكري مركز وينتقل هذا الضغط إلى بقية النظام من خلال القناة الموصلة بين الوعائين ، وبذلك يتولد نظام دوار أو دائري ، وينساب الماء من (أ) إلى (ب) حاملاً معه الذائبات (انتقال سلبى) - وكذلك ينساب الماء من (ب) بسبب الضغط المتولد ، ويعود للدوران عن طريق القناة التى بين الوعائين - وفي هذا النظام يعتبر (أ) هو أزموميتر الإمداد أما (ب) فهو أزموميتر الاستقبال - وإذا طبق هذا النظام على النبات فإن (أ) يمثل المَصْدَرُ أو أنسجة الإمداد ويمثل (ب) أنسجة الإستقبال (المصب أو البالوعة) ، وتمثل القناة التى بين الوعائين - الأوعية الناقلة وهى اللحاء والخشب - وهذه الطريقة يتضح لنا كيف تنتقل السكريات لمسافات طويلة خلال الأنابيب الغربالية .

ويرى سوانسون Swanson (60) أن حركة السكريات من الخلايا الكلورانشيمية للورقة إلى الأنابيب الغربالية ربما تحدث ضد تدرج التركيز - أى أن حركة الذائبات من خلية إلى أخرى داخل نسيج الورقة والتفريغ (الصرف) النهائى لهذه الذائبات فى عناصر الأنابيب الغربالية يمكن اعتبارها عملية نشطة (active process) أى تحتاج إلى طاقة .

ويعتقد بعض الباحثين أن فوسفات السكر (sugar phosphates) ونظام حامل نشط (active carrier system) ربما يكونان مشتركين في هذه العملية .

وأظهرت الأبحاث والتحليلات أن أوراق نبات بنجر السكر تحتوي على كميات كبيرة من فوسفات السكر (8) وأن جزيء ATP يشجع حركة أيونات الفوسفات من النسيج الوسطى للورقة إلى اللحاء (38) ، وهذان المدلولان يؤيدان إلى اقتراح أن فسفرة السكريات phosphorylation of sugars تعتبر عاملاً مهماً في نقل هذه السكريات عبر أغشية الخلية .

وقد تسهل (facilitate) عملية الفسفرة نقل السكروز عبر الأغشية - أو ربما تنشط عملية الفسفرة جزيء السكروز وبذلك تمكنه من الارتباط مع حامل ما لتكوين مركب أو معقد يمكن جزيء السكروز من المرور بسهولة عبر الأغشية الخلوية (37) ويوضح شكل (١٥ - ١٥) المرر أو المسلك المحتمل لنقل السكروز من الكلوروبلاستيدات إلى عناصر الأنابيب الغربالية .



شكل ١٥ - ١٥: النظرية المحتملة أن يسلكه السكروز من الكلوروبلاستيدات إلى عناصر الأنابيب الغربالية [(١) يوريدن ثنائي الفوسفات - جلوكوز ، (٢) يوريدن ثنائي الفوسفات] .

ويعتقد الباحثون أيضاً أن امتصاص السكريات في الأنسجة المستقبلية (البالوعات) يتم عن طريق عملية نشطة أيضاً . وتفسر نظرية الانسياب الضغطي أو الكتلي انسياب النواتج الأيضية في اتجاه واحد (unidirectional flow) ولكن هذه النظرية تقرر وتعترف بوجود الحركة ذات الاتجاهين في النبات ، ولكن هذه الحركة ذات الاتجاهين لا يمكن أن تحدث في نفس الأنابيب اللحاء ، وذلك داخل حدود توضيحات وتفسيرات نظرية

الانسحاب الضغطى أو الكئلى . ويقترح كرافتس Crafts (10, 11) أن الأوراق والتي تعتبر أنسجة الإمداد تستطيع أن تخدم بالوعتين إحداهما جهة قمة الساق والأخرى جهة الجذر أو بعبارة أخرى أن النواتج الأيضية ترحل من الأوراق في أنابيب لحائية منفصلة ومستقلة أى أن الحركة ذات الاتجاهين تحدث في أوعية لحائية منفصلة ومستقلة وتكون تحت تأثير الانسحاب الكئلى أو الضغطى .

وأظهرت الدراسات التي تمت على النقل اللحائى تدعيماً كبيراً لنظرية الانسحاب الضغطى . فقد أظهرت الدراسات وجود تدرج التركيز الموجب في سيقان العديد من النباتات (42, 43, 68, 71, 72) - واختفاء هذا التدرج الموجب نتيجة لتجريد النبات من أوراقه . يُدعم أيضاً النظرية وكذلك حدوث النز أو النضح اللحائى (phloem exudate) عند حز السيقان يُدعم النظرية ، ويخرج هذا السائل الناضح سريعاً في أول الأمر وبعد ذلك يكون بمعدل شبه ثابت ، وهذا يدل في الحقيقة أن عناصر الأنابيب الغربالية تكون تحت ضغط ما ، وعندما نستعرض الأدلة المؤيدة والمعارضة لنظرية الانسحاب الضغطى كما صاغها أصلاً منخ - فإنه بالإمكان معارضتها والاتجاه السائد الآن أن هذه النظرية تنطبق على سريان الذائبات داخل أنابيب اللحاء فقط ولكن يحتاج امتصاص الأنابيب الغربالية للسكريات وكذلك امتصاص الأنسجة المخزنة لهذه السكريات يحتاج إلى طاقة وهى عملية نشطة .

تحميل (شحن) وتفريغ اللحاء Phloem Loading and Unloading

في حركة نواتج التمثيل الضوئى داخل النبات تفرز هذه النواتج أولاً داخل اللحاء على حساب الطاقة (ATP) . أى تكون عملية نشطة ، وتسمى هذه العملية شحن أو تحميل اللحاء ، وتدخل هذه الذائبات الخلايا المرافقة ثم تمر إلى داخل الأنابيب الغربالية عن طريق الأشرطة السيترولازمية على الأرجح ، ويؤدى تراكم السكريات في الأنابيب الغربالية إلى جعل جهد الماء سلبياً (يزداد تركيز الذائبات) ، وهذا يسهل جذب الماء من الخلايا المجاورة وكذلك يجذب الماء من تيار النتح نتيجة للأزموزية ، وبذلك يتولد ضغط الامتلاء وتتحرك الذائبات إلى الأنسجة المستقبلية (البالوعات) مثل الجذور ، المرستيمات ، الأوراق الحديثة النامية والثمار . وفي هذه الأنسجة المستقبلية ينساب السكر خارجاً من الأنابيب الغربالية بعملية نشطة على حساب الطاقة الأيضية للخلايا المرافقة وتسمى هذه العملية بتفريغ اللحاء . وتسبب إزالة الذائبات النشطة أزموزياً أن يصبح جهد الماء أقل في قيمته السلبية

داخل قنوات اللحاء وهذا يولد تدرجاً في صالح انتشار الماء خارجاً من الأنسجة المستقبلية (البالوعات) عائداً إلى تيار النتح .

ونود أن نؤكد على النقاط التالية بالنسبة لنظرية الانسياب المضغطي أو الكتلي :

١ - تفسر هذه النظرية حركة الذائبات داخل الأنابيب الغربالية على طول خط تدرج الضغط الامتلائي من المصدر إلى البالوعة (من أنسجة الإمداد إلى أنسجة الاستقبال) .

٢ - يتم شحن وتفريغ اللحاء بعملية نشطة تحتاج إلى طاقة .

تمد الخلايا المرافقة أو الخلايا البرانشيمية المجاورة للأنبوب الغربالي - الأنبوب الغربالي بالطاقة اللازمة لشحن وتفريغ اللحاء - ولا تشترك الأنابيب الغربالية نفسها في عملية النقل النشط للشحن أو التفريغ .

الأسئلة :

- ١٥ - ١ أذكر واوصف وظائف الأنواع المختلفة من الخلايا الموجودة في نسيج اللحاء لساق ذوات الفلقتين ؟
- ١٥ - ٢ حدد معنى المصطلحات الآتية :
تبار نواتج التمثيل assimilate stream ، البالوعة (المصب) sink ، المضخات الأيضية metabolic pumps ، مصدر نواتج التمثيل assimilate source .
- ١٥ - ٣ ما هي وظيفة (بروتين - ب) P- protein ؟
- ١٥ - ٤ ناقش أنواع المواد التي تنقل داخل اللحاء ؟ وهل الأملاح المعدنية تنقل داخل اللحاء ؟
- ١٥ - ٥ يُعتقد أن نسيج اللحاء يوصل الأملاح في الاتجاه إلى أسفل هل هذا صحيح ؟ فسر ذلك ؟
- ١٥ - ٦ دون و اشرح العوامل التي تؤثر على عملية الانتقال داخل اللحاء .
- ١٥ - ٧ اشرح دور البورون في انتقال سكر السكروز ؟
- ١٥ - ٨ اشرح إحدى التوضيحات التي تفسر تأثير السيوكينين في تكوين أماكن الاستقبال (البالوعات) sinks في النبات - (أماكن جذب النواتج الأيضية) ؟
- ١٥ - ٩ اشرح نظرية منح للانسياب الضغطى ؟
- ١٥ - ١٠ اشرح الأحداث التي تحدث في عملية انتقال السكروز من المصدر source إلى المصب أو البالوعة sinke في نبات ما ؟
- ١٥ - ١١ كيف تنتقل المواد في أحد أجزاء النبات الذى لا يحتوى على نسيج وعائى مكتمل التكوين ؟

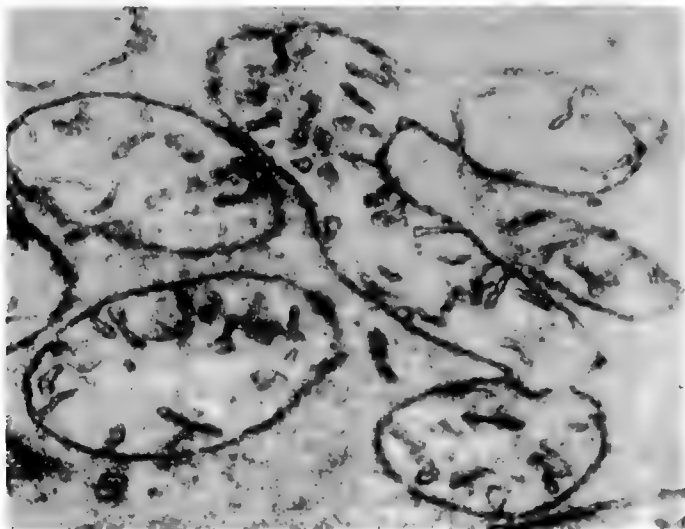
قراءات مقترحة :

- Anderson, W.P. 1973. The mechanism of phloem translocation. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 28:63-85.
- Aronoff, S., J. Dainty, P.R. Gorham, L.M. Srivastava, and C.A. Swanson, eds. 1975. *Phloem Transport*. New York: Plenum Publishing.
- Canny, M.J.P. 1973. *Phloem Translocation*. New York: Cambridge University Press.
- Crafts, A.S., and C.E. Crisp. 1971. *Phloem Transport in Plants*. San Francisco: Freeman.
- Cronshaw, J. 1981. Phloem structure and function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:465-484.
- Cronshaw, J., and K. Esau. 1968. P-protein in the phloem of *Cucurbita*. 1. The development of P-protein bodies. *J. Cell Biol.* 38:25-39.
- Cronshaw, J., J. Gildeg, and D. Stone. 1973. Fine structural studies of P-protein in *Cucurbita*, *Cucumis* and *Nicotiana*. *J. Ultrastruct. Res.* 45:192-205.
- Eschrich, W. 1970. Biochemistry and fine structure of phloem in relation to transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21:193-214.
- Evert, R.F. 1977. Phloem structure and histochemistry. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:199-222.
- Evert, R.F., W. Eschrich, and W. Heyser. 1978. Leaf structure in relation to solute transport and phloem loading in *Zea mays* L. *Planta* 138:279-294.
- Lüttge, U., and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.
- Moorby, J. 1977. Integration and regulation of translocation within the whole plant. *Symp. Soc. Exp. Bot.* 31:425-454.
- Pate, J.S., and B.E.S. Gunning. 1972. Transfer cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:173-196.
- Spanner, D.C. 1979. The electroosmotic theory of phloem transport: a final restatement. *Plant Cell Environ.* 2:107-121.
- Zimmermann, M.H., and J.A. Milburn, eds. 1975. *Encyclopedia of Plant Physiology*, vol. 1. *Transport in Plants*. 1. *Phloem Transport* Berlin: Springer.

الفصل السادس عشر



التفس والتحويلات الداخلية الكيميائية Respiration and Chemical Interconversions



صورة إلكترونية دقيقة لمركبيرة منقسمة في غلبة قشرة جذر الفجل (Raphanus) radish



يوجد اختلاف وتنوع كبير في المواد الكيميائية المحتملة أن تشكل مصادر للطاقة - وإذا أدخلنا في الاعتبار مثلاً العدد الهائل من المواد الكربوهيدراتية والدهنية والبروتينية - فإننا نجد أن هذه المواد لا تشكل مصادرراً لجهود الطاقة الكامنة أو المحتملة فقط لدفع العمليات الحيوية بل تعتبر أيضاً مواد البناء (building materials) لجسم النبات . وفي الواقع فإننا يمكن أن نلاحظ ، « وذلك على أسس التركيب العنصرى أو المادى » وجود قليل من التمييز أو الحدود بين العديد من المكونات التركيبية structural components لكائن ما وبين غذائه المحتمل . ومن ثم فإن أى مناقشات تختص بتحرير الطاقة من خلال التنفس يجب أن تأخذ في الاعتبار التحولات الداخلية لهذه المركبات العضوية - وفي داخل التفاعلات الأيضية metabolic reactions تستقر ميكانيكية أو آلية ربط أو تخزين الطاقة أو كما يقال تخزينها داخل الجزيئات packaging into molecules - وكذلك استخدام واستغلال الطاقة في التشييد البنائى لجسم النبات . وخلال عملية استغلال الطاقة تصان الأنسجة النباتية بفضل الاستخدام التفضيلى preferential utilization والتقسيم إلى فئات مستقلة compartmentalization للمواد الكيميو حيوية biochemical - وكذلك يصان تركيب النبات بسبب التحكم في نشاط وبناء الإنزيمات .

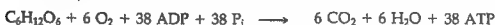
وتمدنا المواد الكربوهيدراتية بالطاقة الميسورة والمخزنة available and stored energy - وهذه المواد الكربوهيدراتية لها الأولوية والأفضلية في الاستخدام كخامات بادئة starting material ، وتأكسد الجلوكوز والمركبات المشابهة له يترتب عليه تحرر قدر كبير من الطاقة التى تُؤسّر (يتم انتقاها) في مركب ATP (أدينوزين ثلاثى الفوسفات) ، والمركبات الغنية بالطاقة وفي المرافق الإنزيمى المختزل NADH reduced coenzyme (NADPH)، ولا تتحرر الطاقة المخزنة في جزيء الجلوكوز دفعة واحدة ، بل تتحرر في خطوات متسلسلة من التفاعلات التى تتحكم فيها الإنزيمات .

وبجانب الطاقة تنتج هذه التفاعلات مكونات لها أهمية كبيرة جداً وحيوية للتركيب الخلوى ، ويعتمد إنتاج هذه المكونات على عوامل مختلفة ، وفي هذا الفصل سنتعرض لسلسلة التفاعلات المختلفة أو ما يسمى بالمسالك أو الممرات الأيضية metabolic pathways التى تختص بتمثيل وبناء وتحطيم أو تكسير المواد الكيميو حيوية . كذلك سنتعرض للتحولات الداخلية interconversion في تركيب المواد المغلة أو المنتجة للطاقة في تنفس النباتات الحية .

علاقة أيض المواد الكربوهيدراتية بالنسبة للمركبات الأخرى

Relationship of Carbohydrate Metabolism to Other Compounds

تعتبر المواد الكربوهيدراتية ذات أهمية أيضية كبيرة للنبات - لأنها تُستخدم كمواد بادئة لإنتاج جزيء ATP والقوة الاختزالية reducing power في صورة المرافق الإنزيمي المختزل NADH أو NADPH - وتعرف سلسلة تفاعلات الأكسدة - الاختزال^(١) Oxidation-reduction reactions المسئولة عن هذه العملية باسم عام إجمالي هو التنفس respiration ويمكن تلخيص هذه العملية بالمعادلة التالية :



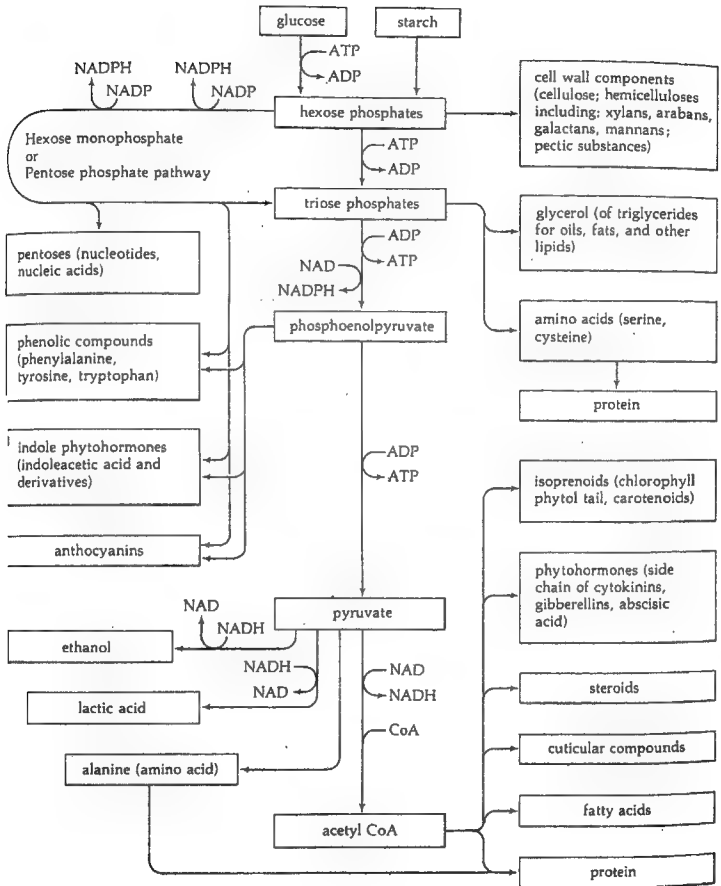
وأحد المظاهر المهمة جداً للتغيرات الجزيئية molecular changes خلال عمليات الأيض ، هو أن المواد الكربوهيدراتية لا تتحطم أو تتكسر في العادة تكسراً كاملاً ولكنها تستخدم كأصول precursors لبناء المواد الأخرى بجانب مسلك التنفس ، وهذا يؤدي بطريق مباشر إلى بناء خامات الجدار الخلوي ، الأحماض النووية ، البروتينات ، الدهون والمهرمونات النباتية والصبغات .. الخ (لاحظ شكل ١٦ - ١) . والنقطة المهمة هنا هي أن تفاعلات البناء والتفاعلات المغلة أو المنتجة للطاقة في عمليات الأيض توجد بينها وبين تفاعلات التحولات للمواد الكيميوحيوية علاقة ديناميكية . ويوضح شكل (١٦ - ١) العلاقات العامة للعديد من المنتجات النباتية .

تحرر واستغلال (استخدام) الطاقة Energy Liberation and Utilization

تحدث جميع تفاعلات إنتاج الطاقة وتفاعلات استهلاكها داخل الخلية ومن الجدير بالذكر أن الطاقة الكامنة أو المخزنة في المواد الكربوهيدراتية تستخدم لتسيير عمليات البناء للمركبات الأخرى مثل الليبيدات (الدهون) ، أي يحدث ربط بين تفاعلات إنتاج الطاقة وتفاعلات استهلاكها ، ولكن يجب أن نتذكر أن تفاعلات إنتاج الطاقة تحدث في حالات عديدة من غياب أو عدم وجود تفاعلات استهلاك الطاقة ، والطاقة المتحررة في مثل هذه الحالات تكون في صورة حرارة ولا بد أن يفقدها الكائن الحي ولقد منحت الطبيعة الخلية بوسيلة مؤقتة لحفظ الطاقة وهي جزيء ATP أي أدينوزين

(١) من المعروف أنه لا توجد عملية أكسدة إلا ويصاحبها عملية اختزال

(٢) « بفضل الله سبحانه وتعالى »



شكل ١٠١٦ : نظرة عامة لعلاقة المكونات الخلوية ومحصلة تفاعلات طاقة التنفس .

وينتج جزيء ADP والفوسفور الغير عضوى (P_i) فى هذه الحالة .

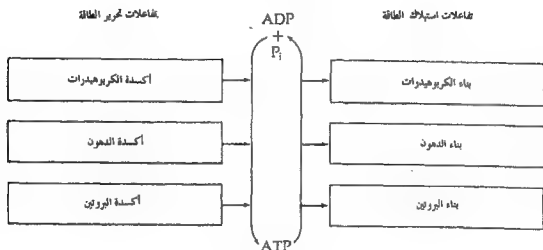
ومما سبق يتضح وجود مركب وسيط intermediate compound هو جزيء أدينوزين ثلاثى الفوسفات ATP الذى له المقدرة على استلام أو استقبال الطاقة من إحدى التفاعلات ونقل هذه الطاقة لتسيير تفاعل آخر ، ونقل الطاقة هذا يعتبر إحدى المميزات الواضحة للنظام الحى حيث أن جزيء ATP يتكون نتيجة لأكسدة العديد من المواد ويمكن أن يستعمل لتسيير تفاعلات البناء للعديد من المركبات ، وبعبارة أخرى فإن أكسدة أحد المركبات مثل الجلوكوز يقدم الطاقة عن طريق جزيء ATP لبناء المكونات الخلوية cellular materials .

وعلى النقيض من محركات الاحتراق المصنعة والتي تفقد كمية كبيرة من الطاقة على هيئة حرارة ، فإن أكسدة المواد فى الخلية الحية يحدث مع فقد قدر بسيط فى الطاقة ويرجع هذا إلى نظام الخلية الكفاء والفعال فى نقل الطاقة عن طريق وساطة جزيء ATP^(١) ويجب أن نفهم - أن الطاقة المخزنة فى أحد المكونات الحيوية قد تنتقل مراراً ، بمعنى أنه فى داخل نظام ديناميكي (حركي) مثل الخلية الحية فإننا قد نجد الطاقة المخزنة فى الجلوكوز تنتقل مرة إلى جزيء ATP ومرة أخرى تخزن فى الروابط الكيميائية لجزيء البروتين مثلاً ، ويمثل شكل (١٦ - ٢) مخطط يوضح الطريقة الدائرية التى يبنى فيها جزيء ATP. ويتحلل كوسيط بين تفاعلات تحرير الطاقة وتفاعلات استهلاكها .

ومنذ عام ١٩٤٠ م اتسعت معلوماتنا للغاية عن المسالك الأيضية للتنفس ، وأظهرت النتائج التى أسست على البحوث الكيموحيوية للكائنات الحية المختلفة أن هناك بعض الشك فى أن المظاهر الأساسية أو السمات الأساسية للتنفس تكون واحدة فى أغلب صور الحياة (فى أغلب الكائنات الحية) وهل تكون سلسلة خطوات أكسدة جزيء الجلوكوز فى خلية بسيطة من خلايا الخميرة هى نفسها خطوات أكسدة الجلوكوز فى إحدى أوراق شجرة صنوبر الجبارة أو العملاقة (redwood tree) ، وفى الحقيقة توجد بعض الاختلافات ولكنها صغيرة ويمكن استبعادها من الصورة العامة للتنفس كعملية أساسية للحياة .

ومن أهم ملامح التنفس هو انطلاق الطاقة القابلة للاستعمال . وسنناقش بالتفصيل

(١) عند تحويل الطاقة من صورة إلى أخرى أو تحرير الطاقة الكامنة فى المركبات يحدث بها فقد فى صور متعددة والكفاءة التى يبنى عليها أى نظام للطاقة يعرف على تقليل والتخلص من هذا الفقد .



شكل ١٦ - ٢ : ملخص يوضح دورة جزيء (ATP) كمركب وسيط لنقل الطاقة .

المسالك الأيضية metabolic pathways المختلفة التي تشارك في تحرير هذه الطاقة . وفي مناقشاتنا ستستعمل الكلمات الآتية وهي الأكسدة oxidation والاختزال reduction ، والأكسدة تعني إزالة الإلكترونات من المركب ، وهذه العملية ترافق وتلازم إزالة الهيدروجين في الخلية الحية . أما الاختزال - فيدل على إضافة الإلكترونات لهذا المركب وتكون هذه العملية مرتبطة بإضافة الهيدروجين .

مسلك [إمبدن - ماير هوف - بارناس] ، الانحلال الجليكولي [إنشطار السكر] ، التخمر

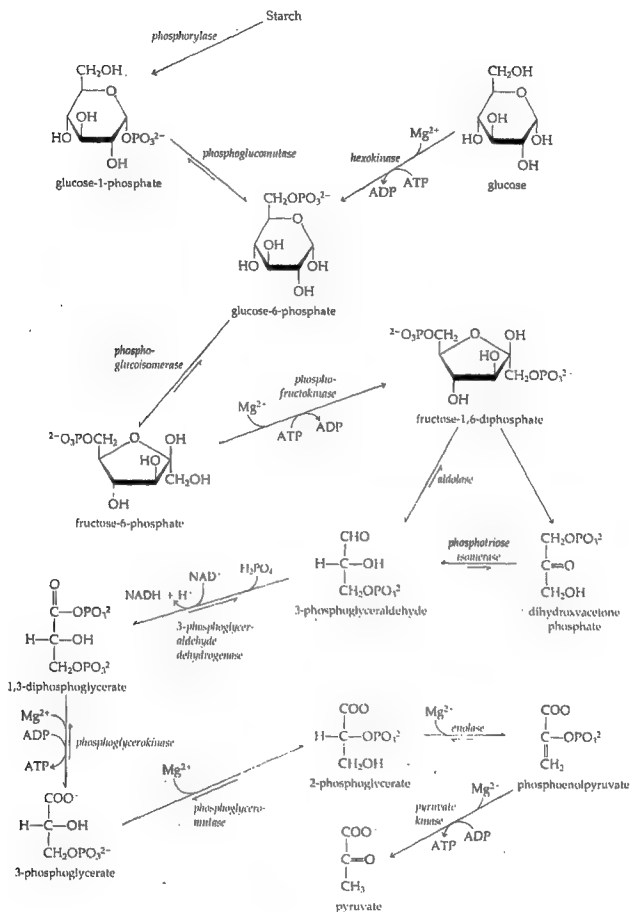
Embden-Myerhof-Parnas-Pathway, Glycolysis, Fermentation

تعتبر سلسلة التحلل الجليكولي أو المسلك الانشطاري للسكر glycolytic pathway هو أول سلسلة من التفاعلات الأيضية التي اتضحت وفهمت . ويعنى اصطلاح الانحلال الجليكولي أو المسلك الانشطاري للسكر جميع التفاعلات المتسلسلة والخاصة بتحلل جزيء الجلوكوز في الأنسجة المختلفة والتي تنتهي بالكحول وغاز CO_2 وتنتهي بحمض اللاكتيك ، ويطلق اصطلاح التخمر Fermentation على إنتاج الكحول من السكريات السداسية (الهكسوزات) . وحيث أن إنتاج حمض اللاكتيك والكحول ليس من خصائص النباتات الراقية ، فإن حمض البيروفيك Pyruvic acid (وهو الأصل الذي ينتج عنه كل من الكحول وحمض اللاكتيك) ، يعتبر الناتج النهائي end product

لمسلك الانحلال الجليكولى أو التفاعلات الانشطارية للسكر فى النباتات الراقية ، ويعرف كذلك المسلك من سكر الجلوكوز إلى إنتاج حمض البيروفك بمسلك امبدن - مايرهوف - بارنس - Embden- Myerhof- Parnas Pathway (EMP) - وسُمى كذلك لأن هؤلاء العلماء قد حققوا العديد من الإنزيمات والمركبات الوسيطة لهذا المسلك .

ويجب أن نلاحظ أن المركبات الوسيطة لهذا المسلك يشار إليها بأكثر من اصطلاح ، فمثلاً حمض البيروفيك Pyruvic acid (R- cooH) يمكن أن يكون فى الحالة المتأينة (R-coo) ويسمى بيروفات pyruvate ، وينطبق هذا على الأحماض العضوية الأخرى فهى إما أن تكون فى حالة حمض أو فى حالة متأينة .

ويؤدى مسلك (EMP) إلى تحويل جزئى سكر الجلوكوز إلى جزئين من حمض البيروفيك (وهو مركب ثلاثى الكربون) - والانحلال الجليكولى أو مسلك (EMP) ليس تفاعلاً ذا خطوة واحدة ولكنه يتكون من سلسلة من التفاعلات المتقاربة والمتكاملة التى تؤدى فى النهاية لتكوين البيروفات ، ونقطة أخرى نود أن نؤكد عليها هو أن تفاعلات أو مسلك الانحلال الجليكولى تحدث فى السيتوبلازم ولا تحتاج إلى توفر O_2 ، وحتى نستطيع أن نستوعب تفاعلات الانحلال الجليكولى بطريقة أحسن فهماً فإننا نقسمها إلى مرحلتين كبيرتين هما : (١) إنتاج سكر الفركتوز ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات Fructose 1,6- diphosphate من سكر الجلوكوز . (٢) إنشطار سكر الفركتوز ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات إلى مركبين ثلاثيا الكربون ، وهذا يؤدى بعد ذلك إلى تكوين البيروفات (لاحظ شكل ١٦ - ٣) وتحدث ثلاثة تفاعلات تدرجية (متدرجة) ، وذلك لتحويل سكر الجلوكوز إلى سكر الفركتوز ١ ، ٦ ثنائى الفوسفات . فحدث أولاً عملية فسفرة لسكر الجلوكوز (هكسوز) فى وجود ATP وإنزيم الهكسوكينيز hexokinase ، وينتج عن هذا التفاعل تكوين سكر الجلوكوز - ٦ - فوسفات glucose-6- phosphate وجزئى ADP ، وأما التفاعل الثانى فيحفزه إنزيم الفسفوجلوكوكوزأيزوميريز (إنزيم من إنزيمات التشابه) phosphoglucisomerase ويكون نتيجة هذا التفاعل تحويل سكر الجلوكوز - ٦ - فوسفات إلى سكر الفركتوز ٦ - فوسفات Fructose-6-phosphate ، أى أن هذا التفاعل يحول سكر الجلوكوز وهو سكر الدوز (الدهيدى) aldose sugar إلى سكر الفركتوز وهو سكر كيتوتى Ketose sugar . وفى التفاعل الثالث: تفسفر ذرة الكربون الأولى فى سكر الفركتوز ٦ - فسوفات فى وجود ATP وإنزيم فسفوفركتوكينيز phospho fructokinase وتكون النواتج



شكل ١٦ - ٣ : مخطط لسلك التحلل الجليكولي أو مسلك EMP . لاحظ أن المقطع ate (الأحمر)

يبدل على الصورة المتأينة من الجزئء مثلاً بيروفات COO^- ، حمض البيروفيك $COOH$

هي تكوين سكر انفركتور ١ ، ٦- وثنائي الفوسفات (ADP) fructose 1,6- diphosphate, وبذلك تنتهي المرحلة الأولى من تفاعلات الانحلال الجليكولي .

وتشمل المرحلة الكبرى الثانية انشطار splitting سكر الفركتوز - ١ ، ٦ - ثنائي الفوسفات إلى مركبين ثلاثيا الكربون وهما فسفوجليسرالدهيد phosphoglyceraldehyde ومركب فوسفات الأستون ثنائي الهيدروكسيل dihydroxyacetone phosphate ويحفز هذا التفاعل إنزيم الدوليز Aldolase - ويتحول هذين المركبين إلى بعضهما البعض interconvertible بعملية التشابه isomeration - التي يقوم بها إنزيم فسفو ترايوز أيزوميريز phosphotriose isomerase وهذا الإنزيم يحافظ على الإتزان بين هذين المركبين - فمثلاً إذا نضب مركب ٣ - فسفوجليسرالدهيد - فإن كميات إضافية منه تتكون عن طريق تحويل مركب فوسفات الأستون ثنائي الهيدروكسيل عن طريق تفاعل التشابه. والخطوة التالية في مسلك الانحلال الجليكولي هو تحويل مركب ٣ - فسفوجليسرالدهيد إلى مركب ١ ، ٣ - ثنائي فسفوجليسيرات 1,3- diphosphoglycerate - ويتضمن هذا التفاعل إضافة الفوسفور الغير عضوى إلى ذرة الكربون الأولى في مركب ٣ - فسفوجليسرالدهيد واختزال المرافق الإنزيمي NAD إلى NADH ، وهذا التفاعل يحفزه إنزيم فسفوجليسرالدهيد ديهيدروجينيز (phosphoglyraldehyde dehydrogenase). لاحظ أن استمرار تحويل ٣ - فسفوجليسرالدهيد إلى المركبات الوسطية الأخرى في المسلك يسبب نقصاً معنوياً في مستواه. لذا للحفاظ على التوازن بين المركبين ثلاثيا الكربون فإن كميات مناسبة من فوسفات الأستون ثنائي الهيدروكسيل تتحول إلى ٣ - فسفوجليسرالدهيد .

وتعتبر خطوة استهلاك الفوسفور الغير عضوى عند أكسدة ٣ - فسفوجليسرالدهيد مهمة للنبات حيث أن هذه الفوسفات ستشارك فيما بعد في تكوين جزيء ATP في التفاعل التالى .

وفي وجود ADP وإنزيم فسفوجليسر وكينيز phosphoglycero kinase يتحول مركب ١ ، ٣ - ثنائي الفسفو جليسيرات 1,3- diphosphoglycerat إلى ٣ - فسفوجليسيرات 3- phosphoglycerat ويتكون جزيء ATP . وتسمى عملية تكوين مركب ATP عن طريق

(١) الاتزان يكون في صالح الداى هيدروكسى أستون فسفات بنسبة ٩٧٪ إلى الفسفوجليسرالدهيد بنسبة ٣٪ تقريباً .

نقل مجموعة الفوسفات من أحد المركبات الوسيطة لهذه السلسلة إلى جزيء ADP باسم الفسفرة على مستوى مادة التفاعل Substrate level phosphorylation وهى تمثل الطريق الأساسى لتكوين جزيء ATP من طاقة الروابط الكيميائية تحت الظروف اللاهوائية ، وتكون هذه العملية مهمة على وجه الخصوص لعمليات التخمر .

ويتحول ٣ - فسفوجليسررات الذى تكون فى التفاعل السابق إلى ٢ - فسفو جليسررات phosphoglycerate 2- عن طريق نشاط إنزيم فسفوجليسروميوتيز phosphoglyceromutase - وباستبعاد عناصر الماء dihydration من مركب ٢ - فسفوجليسررات فى وجود إنزيم إنوليز enolase - يتكون مركب فسفوإنول بيروفات phosphoenol pyruvate . بعد ذلك يتحول فسفو إنول بيروفات إلى البيروفات pyruvate . فى وجود إنزيم بيروفات كينيز pyruvate kinase وجزيء ADP ، وفى هذا التفاعل فإن شق حمض الفوسفوريك فى فسفوإنول بيروفات ينتقل إلى جزيء ADP ليتكون ATP ويعتبر هذا مثلاً ثانياً لعملية الفسفرة على مستوى مادة التفاعل السابق الإشارة إليها .

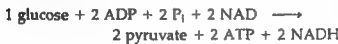
ويعتبر مسلك (EMP) والذى يسمى أحياناً بمسلك الهكسوز ثنائى الفوسفات hexose diphosphate pathway) المسلك الرئيسى والأساسى الذى يتحول فيه الجلوكوز أو المركبات الوسيطة إلى البيروفات (حمض البيروفيك) ، ويتضمن هذا المسلك التحولات الداخلية للسكريات ونقل مجاميع الفوسفات والتحول النهائى لمركب واحد سداسى الكربون إلى مركبين ثلاثياً الكربون ، وهو كذلك مسلك لاهوائى anaerobic pathway يتكون فيه بعض جزيئات ATP ، NADH ، ويكون تكوين ATP عن طريق الفسفرة على مستوى مادة التفاعل - ويمكن تلخيص مسلك EMP فى المعادلة الآتية :



↓



Balanced Reaction ويكون التفاعل بعد وزنه كالآتى :

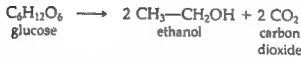


وفى المرحلة الأولى تحول الجلوكوز إلى الفركتوز ١ ، ٦ ثنائى الفوسفات ولا يحدث كسب للطاقة ، وفى الواقع فقد استهلك جزيئان من ATP لكل فسفرة جزيئاً واحداً

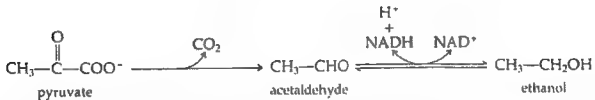
من الجلوكوز . وعلى أى حال ففي المرحلة الثانية ، أى تحول سكر الفركتوز - ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات إلى البيروفات . يتكون أربع جزيئات من ATP ، إثنان لكل ترايوز انشطر من الفركتوز ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات . فإذا أخذنا فى الاعتبار المسلك ككل بالكامل فإن تحول جزيئاً واحداً من الجلوكوز إلى جزيئين من البيروفات يعطى جزيئين من ATP كمحصلة نهائية وجزيئين من NADPH ، وكما سنرى فيما بعد فإن إنتاج NADPH من تفاعلات الأكسدة والاختزال لمسلك الانحلال الجليكولى يعتبر ذا أهمية كبيرة للكائن الذى يتنفس لا هوائياً .

التخمير Fermentation

يمكن تمثيل التفاعل الكلى للتخمير كالتالى :



أى أن جزء واحد من الجلوكوز يتحول إلى جزيئين من كمحول الإيثيل ويتصاعد جزيئان من غاز CO₂ ، والتخمير يتكون من سلسلة متتالية من التفاعلات تحدث فى غياب O₂ ، وفى الحقيقة توجد اختلافات بسيطة جداً بين خطوات التخمير وبين مسلك الانحلال الجليكولى ، ولكن أغلب المركبات الوسيطة توجد فى كلا المسلكين ، وفى كلا المسلكين يتحول سكر الجلوكوز إلى حمض البيروفيك ، ولكن فى التخمير تتقدم التفاعلات خطوة أخرى إلى الأمام أى أن حمض البيروفيك يتحول إلى الإيثانول وغاز CO₂ أو إلى حمض اللاكتيك أو إلى أحد الأحماض العضوية الأخرى تبعاً لنوع الكائن الحى الدقيق ، لاحظ المعادلة :



والإنزيمان اللذان يحفزان هاتين الخطوتين هما إنزيم الكاربوكسيليز carboxylase وإنزيم الكحول ديهيدروجينيز alcohol dehydrogenase . ولا يحدث أى كسب لجزيئات ATP فى هاتين الخطوتين لذا فإن المكسب الصافى للتخمير يكون مساوياً للانحلال الجليكولى أى جزيئان من ATP لكل جزيئاً واحداً من الجلوكوز يتخمير .

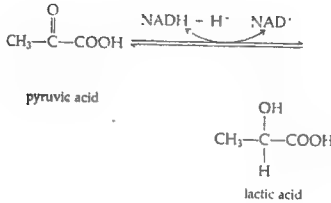
ويجب أن نذكر أن التخمر لا يشكل عملية طبيعية في تنفس النباتات الراقية فهو يحدث فقط تحت ظروف خاصة ، لكنه يمثل الوسيلة الكبرى لإنتاج ATP في العديد من الكائنات الدقيقة المختلفة والتي تُسمى كائنات لا هوائية anaerobes ، وهذه الكائنات لها المقدرة على الحياة وتكسير المركبات العضوية في غياب O_2 ، وبعض هذه الكائنات تكون لا هوائية اضطرارية Obligate anaerobes ، أى تموت إذا تعرضت لكمية معينة من O_2 مثل بكتريا الكلوستريديم (Clostridium botulinum) والتي تسبب المرض القاتل المسمى botulism أى التسمم البوتشولينى أو التسمم السجقى أو المنبارى ، وهذا الميكروب ينتج سموماً toxins سامة للغاية للإنسان والحيوان تحت الظروف اللاهوائية . وتوجد كائنات دقيقة أخرى لا هوائية ولكن لا تعتمد على التخمر كمصدر للطاقة ، أى أنها تستغل الجزيئات الغير عضوية مثل النترات (NO_3^-) والكبريتات (SO_4^{2-}) كمستقبل للهيدروجين hydrogen acceptor بدلاً من O_2 .

وأحسن الكائنات التخمرية المعروفة هى فطرة الخميرة yeast ولقد عرف الإنسان إنتاج الكحول من تخمرات الخميرة منذ زمن طويل مضى ، ولكن لم يحدث تقدم حقيقى لتحليلات الكيموحيوية الخاصة بعملية التخمر إلا في بداية القرن العشرين حيث وجد إخوان بوخنر Buchner brothers (١٨٩٧) أن التحضيرات الخلوية الحرة cell-free preparations (المستخلصات الخلوية الحرة) لها المقدرة على تخمير الجلوكوز (لاحظ الفصل العاشر من الإنزيمات) ، وتعتبر الخميرة من الكائنات اللاهوائية اختياريًا facultative anaerobes أى لها المقدرة على أن تعيش في وجود أو غياب O_2 .

وعلى الرغم من أننا قد ذكرنا فقط تكوين الكحول وغاز CO_2 كناتج جانبي by-products لعملية التخمر ، لكن يجب أن نعرف أن هناك نواتج أخرى تنتج في عملية التخمر . فمثلاً يكون حمض اللاكتيك Lactic acid ناتج جانبي في تخمر سكر الجلوكوز ببكتريا حمض اللاكتيك Lactic acid bacteria ، وتعرف هذه العملية جيداً بتأثيراتها على اللبن ، وفي هذا التخمر يتكون حمض اللاكتيك من حمض البيروفيك بدلاً من كحول الإيثايل ، ويحفز هذا التفاعل إنزيم ديهيدروجينيز حمض اللاكتيك Lactic acid dehydrogenase ، وهذا الإنزيم مهم للغاية في تشخيص الأزمات القلبية في الإنسان ، حيث أن عضلات القلب النالفة تفرز هذا الإنزيم في تيار الدم :

وتحتوى نواتج التخمر سابقة الذكر مثل الإيثانول وحمض اللاكتيك على كمية كبيرة من الطاقة ، لكن لا يستطيع النبات أن يستفيد من هذه الطاقة الغير محررة وميسورة ،

وهذا يعتبر دليلاً على أن التنفس اللاهوائى anaerobic respiration عملية غير فعالة نسبياً . لاحظ المعادلة .



تكوين خلاات المرافق الإنزيمى - أ (أستيل كوانزيم أ)

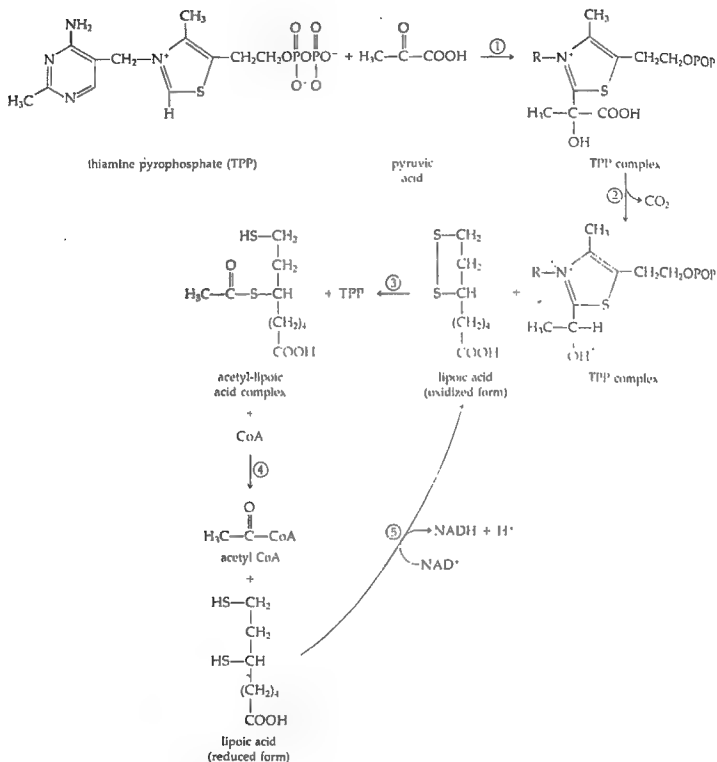
Formation of Acetyl Coenzyme A

لقد عرفنا مما سبق أن عملية تكسير الكربوهيدرات تحت الظروف اللاهوائية تنتهى بإنتاج حمض البيروفيك من خلال مسلك (EMP) . أى أن البيروفات تمثل نهاية مسلك الانحلال الجليكولى ، فإذا توفر O_2 بدرجة كافية - تحدث لحمض البيروفيك عملية أكسدة ونزع مجموعة الكربوكسيل (نزع الكربوكسيل التأكسدى) oxidative decarboxylation ليعطى خلاات المرافق الإنزيمى - أ Acetyl coenzyme A ، وهذا التفاعل معقد جداً ، ويحتاج إلى توفر خمس عوامل أساسية على الأقل ومعقد من الإنزيمات حتى يحدث ، والخمس عوامل اللازم توافرها لنجاح تكوين خلاات المرافق الإنزيمى - أ هى : بيروفوسفات الثيامين Thiamine pyrophosphate (TPP) وأيونات المغنسيوم ، NAD ، المرافق الإنزيمى - أ (Coenzyme A) (Co-A) وحمض الليبويك Lipoic acid .

ويقترح جونسالس Gunsalus (10) حدوث أربع خطوات لتكوين خلاات المرافق الإنزيمى - أ (acetyl Co A) من البيروفات - لاحظ شكل (١٦ - ٤) .

وتتضمن الخطوة الأولى تكوين معقد من البيروفات وبيروفوسفات الثيامين (TPP) ويعقب تكوين هذا المعقد نزع مجموعة الكربوكسيل من البيروفات .

وتتضمن الخطوة الثانية تفاعل مجموعة الأستالدهيد (acetaldehyde unit) المتبقية بعد نزع مجموعة الكربوكسيل مع العامل المساعد وهو حمض الليبويك Lipoic acid -



شكل ١٦ - ٤ : خطوات تكوين خلايا المرافق الإنزيمى - أ من حمض البيروفيك .

ليتكون معقد خلايا حمض الليبويك acetyl- lipoic acid complex وفي هذا التفاعل يختزل حمض الليبويك ويتأكسد الألدهيد إلى الحمض ، وهذا الحمض المتكون يرتبط

برابطة إستركيريتية (Thioester) مع حمض الليبويك . والخطوة الثالثة تتضمن تحرر مجموعة الخلات acetyl group من حمض الليبويك وتنتقل إلى المرافق الإنزيمى - أ (Co A) ويكون ناتج هذا التفاعل هو تكوين حمض الليبويك المختزل وخلات المرافق الإنزيمى - أ .

وتتضمن الخطوة النهائية إعادة تكوين regeneration حمض الليبويك المؤكسد - عن طريق انتقال الإلكترونات من حمض الليبويك المختزل إلى المرافق الإنزيمى NAD^+ - وهذه الخطوة مهمة لأنها تمد الدورة بـ حمض الليبويك المؤكسد وذلك حتى تتكون خلالات المرافق الإنزيمى - أ من البيروفات . هذا بالإضافة إلى أن زوج الإلكترونات المنقول إلى NAD^+ ليختزل إلى $NADH + H^+$ والأخير يدخل في النهاية نظام نقل الإلكترون electron transport system (سيناقش فيما بعد) ويترتب على ذلك تكوين ثلاثة جزيئات من ATP . ويمكن تلخيص الخطوات الأربع السابقة في الآتى :



وحيث أن بيروفوسفات الثيامين وحمض الليبويك عادا إلى حالتهما الأصلية خلال سلسلة التفاعلات ، لذا فقد استبعدا من ملخص التفاعلات السابقة .

دورة كريس (دورة حمض الستريك ، دورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل)

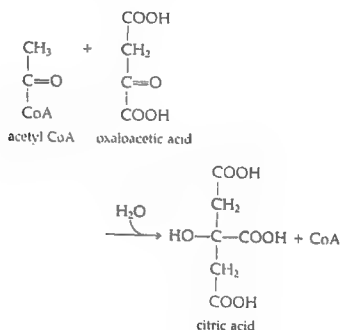
Krebs cycle [Citric acid cycle, Tricarboxylic acid cycle]

لقد عرفنا مما سبق عدم فعالية مسلك الانحلال الجليكولى والتخمير من حيث إنتاج الطاقة : وتحت الظروف الهوائية . فإن الناتج النهائى للانحلال الجليكولى وهو البيروفات والذى تحدث له عملية نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation ويؤكسد ويرتبط مع المرافق الإنزيمى - أ وبذلك تتكون خلالات المرافق الإنزيمى - أ (acetyl CoA) والتي تعتبر الوصلة الرابطة بين الانحلال الجليكولى ودورة كريس ، وسميت كذلك نسبة إلى العالم الإنجليزي البيوكيمائى Krebs - لأنه لعب دوراً كبيراً في اكتشافها ، وهى دورة دائرية يتجدد فيها تكوين أيون الأوكسالوخلات oxaloacetate ، وعن طريق دورة كريس ونظام نقل الإلكترون يتم أكسدة البيروفات أكسدة تامة إلى CO_2 , H_2O أى أن أكسدة سكر الجلوكوز أكسدة تامة إلى CO_2 , H_2O ، تحدث من خلال مسلك الانحلال الجليكولى ودورة كريس ونظام نقل الألكترون - ومن خلال ارتباط دورة كريس مع

نظام نقل الإلكترون - نحصل على ٢٤ جزيئاً من ATP - لذلك فإن دورة كربس تكون فعالة جداً في تحرير الطاقة بالمقارنة بالانحلال الجليكولى أو التخمر .

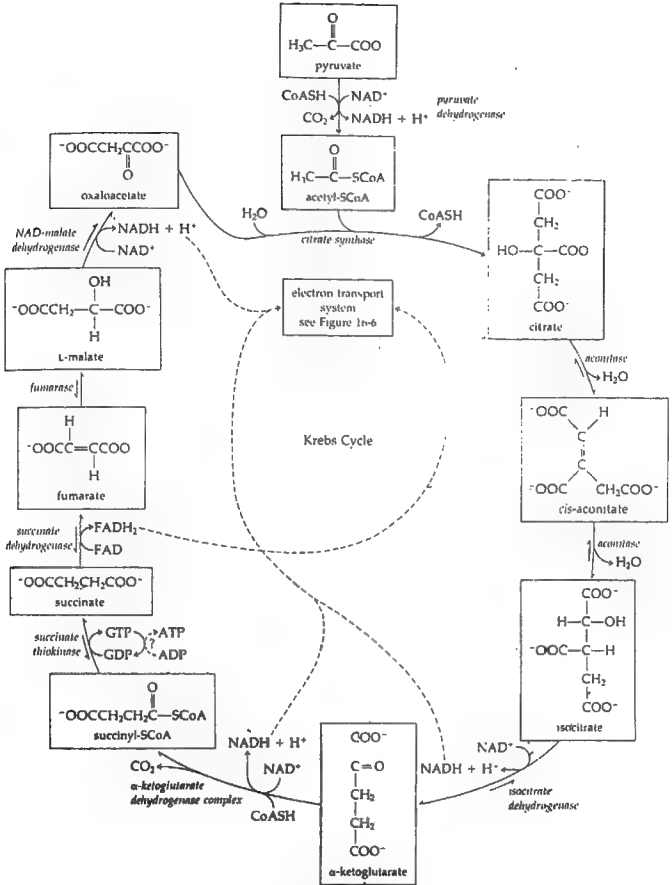
وتفاعلات دورة كربس ونظام نقل الإلكترون يحتاج إلى توفر O_2 وتحدث هذه التفاعلات في الميتوكوندريا - لاحظ شكل (١٦ - ٥) .

والتفاعل الأول في دورة كربس يتضمن تكثيف condensation خلاص المرافق الإنزيمى - أ (acetyl CoA) مع أكسالوخلات oxaloacetate ليتكون حمض الستريك citric acid - ويتحرر المرافق الإنزيمى - أ (CoA) في هذا التفاعل ، ويحفز هذه الخطوة إنزيم التكثيف (condensing enzyme) ، وفي هذا التفاعل يتم تحويل حمض رباعى الكربون ثنائى مجموعة الكربوكسيل إلى حمض سداسى الكربون ثلاثى مجموعة الكربوكسيل .



ومن خلال سلسلة من التفاعلات - تشمل أربع خطوات تأكسدية وتستعمل فيها ثلاثة جزيئات من الماء (يستعمل جزيء واحد من الثلاثة في تفاعل التكثيف) ، وفي هذه السلسلة يتجدد تكوين حمض أو كسالوخلات من حمض الستريك . وفي خلال هذه التفاعلات يتحرر جزيئان من CO_2 وثمانى ذرات من الهيدروجين . لاحظ شكل (١٦ - ٥) . ويجب أن نلاحظ أن أحماض دورة كربس تكون موجودة على الصورة (الحالة) الأيونية ($R-\text{COO}^-$) لذلك تُسمى سترات ، أو كسالوخلات .. وهكذا .

والتفاعل الأول في تفاعلات تجديد الأوكسالوخلات من حمض الستريك يشمل نزع



شكل ١٦ - ٥ : دورة كريبس أو دورة حمض الستريك أو دورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل - لاحظ أن NADH ، FADH_2 تؤكسد كجزء من نظام انتقال الإلكترون (ETS) يعطي ثلاثة جزيئات من ATP بينما يعطي كل جزيء من FADH_2 جزيئين فقط من ATP . جميع تفاعلات دورة كريبس بداية من تكوين السترات من أوكسالوخلات وخلات المرافق الإنزيمي - أ - تحدث في الميتوكوندريا الخاصة بجميع الخلايا ذات النواة الحقيقية eukaryotic cells.

الماء dehydration من السترات citrate ليتكون سس اكونيتات cis- aconitate .

والتفاعل الثاني يتضمن إدخال الماء إلى سس اكونيتات لتتكون أيزوسترات (حمض الستريك المشابه) isocitrate وفي وجود إنزيم أيزوسترات ديهيدروجينيز (isocitrate dehydrogenase) والمرافق الإنزيمي NAD^+ . تتحول أيزوسترات إلى الفاكيتوجلوتارات . ketoglutarate وهذه هي الخطوة التأكسدية الأولى في دورة كريس وفيها يزال زوج من الإلكترونات وزوج من أيونات الهيدروجين من الأيزوسترات إلى المرافق NAD^+ الذي يتحول إلى $NADH + H^+$ ، ويعتبر الألفا-كيتوجلوتارات مركبا أساسيا ورئيسيا لا غنى عنه لأيض النبات - لأنه يلعب دوراً في أيض الكربوهيدرات والدهون ، وكذلك في بناء وتكسير الأحماض الأمينية .

ويمكن تشبيه أكسدة الفا - كيتوجلوتارات بأكسدة البيروفات - أى أن الفا - كيتوجلوتارات يحدث لها أولاً نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation وهذه الخطوة تحتاج لوجود بيروفوسفات الثيامين (TPP) - والسكسينيك سيمى الدهيد Succinic semialdehyde المتكون يرتبط على صورة معقد مع حمض الليبوك. المؤكسد oxidized leipoic acid بعد ذلك ينتقل شطر السكسينيل succinyl moiety من هذا المعقد إلى المرافق الإنزيمي - أ (CoA) مكوناً بذلك سكسينيل المرافق الإنزيمي - أ succinyl Co A وفى نفس الوقت يُختزل حمض الليبوك أى يتكون الليبوك المختزل reduced lipoic acid .

ملحوظة : (S Co A -) تدل على ارتباط المركب بذرة الكبريت الخاصة بالمرافق الإنزيمي - أ . وحمض الليبوك المختزل يعاد أكسدته بالمرافق NAD^+ والذي في آن واحد يختزل إلى $NADH + H^+$ ، ومعقد الإنزيمات التي تحفز هذه السلسلة من التفاعلات تعرف باسم إجمالى هو الفاكيتوجلوتاريك ديهيدروجينيز α - kitoglutaric dehydrogenase ، ويعتبر هذا التفاعل هو التفاعل الثاني في دورة كريس .

والطاقة المخزنة في رابط الثيوإستر thioester وسكسينيل المرافق الإنزيمي - أ succinyl Co A تتحرر في التفاعل التالى لتكون رابطة بيروفوسفات غنية بالطاقة . أى في وجود جوانوزين، ثنائى الفوسفات guanosine diphosphate (GDP) والفوسفور الغير عضوى (P_i) يتحول سكسينيل المرافق الإنزيمي - أ إلى السكسينات succinate وفى نفس الوقت

يتحول (GDP) إلى (GTP) جوانوزين ثلاثي الفوسفات guanosine triphosphate .

أما خطوة أكسدة السكسينات succinate إلى الفيومارات fumarate تعتبر خطوة شاقة - حيث أنها الخطوة التأكسدية الوحيدة في دورة كربس التي لا يستخدم فيها مرافقات نيوكليوتيد البريدن pyridine nucleotide أى (NAD^+ , $NADP^+$) ، وفي هذه الخطوة يتم أكسدة السكسينات (نزع الهيدروجين) عن طريق إنزيم فرى - فلاووبروتين سكسينات ديهيدروجينيز succinate dehydrogenase ، Ferriflavo protein ، وفي هذا التفاعل يزاح زوج من الإلكترونات وزوج من ذرات الهيدروجين من السكسينات ، ويستعملون لاختزال مجموعة الفلافين المرتبطة بـ Flavin prosthetic group وهي فلافين أدنين ثنائي النيوكليوتيد (FAD) Flavin adenine dinucleotide الخاصه بإنزيم سكسينات ديهيدروجينيز succinate dehydrogenase وتعتبر أكسدة السكسينات هي الخطوة التأكسدية الثالثة في دورة كربس ، ونواتج تفاعلها هي الفيومارات - التي تحدث لها إضافة عناصر الماء hydration في وجود إنزيم الفيوماريز fumarase ليعطى المالات malate .

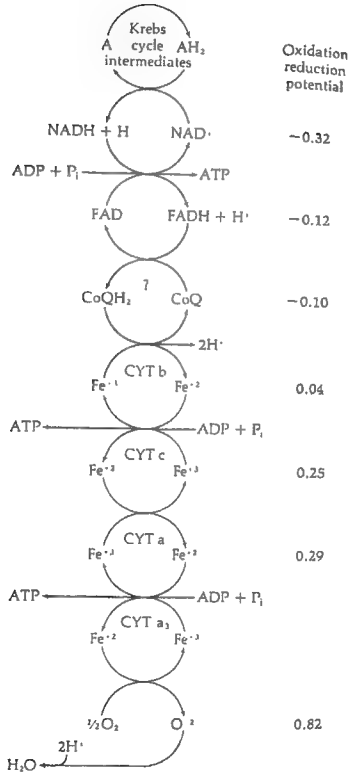
وفي الخطوة التأكسدية الرابعة لدورة كربس تتحول المالات إلى أوكسالوخلات oxaloacetate في وجود إنزيم NAD malate ديهيدروجينيز NAD- dehydrogenase - وفي هذه العملية يختزل NAD^+ إلى $NADH^+ H^+$ وهكذا يتم تجديد أوكسالوخلات وتم الدورة .

وخلال الخطوات التأكسدية الأربعة للدورة تزال أربعة أزواج من أيونات الهيدروجين وأربعة أزواج من الإلكترونات من المركبات الوسيطة للدورة ، وثلاثة أزواج من هذه الأربعة يستخدمون لاختزال مرافقات نيوكليوتيد البريدن pyridine nucleotides . أما الزوج المتبقى من كل من الهيدروجين والإلكترون فيستعمل لاختزال المجموعة المرتبطة بإنزيم سكسينيك ديهيدروجينيز وهي FAD- Flavin adenine dinucleotide ، وتعتبر هذه المرافقات المختزلة ($NADH$, $FADH$) قوة اختزالية (reducing power) تستغل لإنتاج ATP من خلال تفاعلات الأكسدة - الاختزال (أخسدة) لنظام نقل الإلكترون (ETS) electron transport system وفي وجود O_2 . ومن الجدير بالذكر أن نظام انتقال أو نقل الإلكترون يرتبط ارتباطاً خاصاً مع أغشية الميتوكوندريا ودورة كربس .

نظام نقل الإلكترون والفسفرة Electron Transport System and Phosphorylation

من المهم جداً لحياة الكائنات الهوائية aerobic organisms أن ترتبط الإنزيمات والنواتج المختزلة لدورة كربس مع نظام نقل الإلكترون ومن خلال هذا الارتباط يعاد أكسدة المرافقات الإنزيمية المختزلة مثل $NADH$, $FADH$, ونادراً $NADPH$ ، وتستغل الطاقة المتحررة عن هذه الأكسدة في تخليق جزيئات ATP ، ويتم هذا التخليق عن طريق سريان $flow$ الإلكترون خلال نظام نقل الإلكترون (ETS) مع استعمال O_2 كمستقبل نهائى أو ختامى terminal acceptor، وتسمى هذه العملية بالفسفرة التأكسدية oxidative phosphorylation. لاحظ شكل (١٦ - ٤)، (١٦ - ٥) - ومن الجدير بالذكر أن هذه العملية تحدث في الميتوكوندريا.

وبخلاصة القول أن نظام نقل الإلكترون يتكون من سلسلة من الحوامل carriers مثل $Flavin\ nucleotid\ (FAD)$ ، (NAD) وأحياناً (FMN) ، المرافق الإنزيمى - كيو، والسيتوكرومات cytochromes وهى عديدة $[a_3, a, c, b, \text{ and } Cyt]$ ، ويبدو كذلك أن هناك بروتينات متأينة ولكنها لا تحتوى على مجموعة الهيم أى بروتينات متأينة غير هيمية non-heme ion protein تشترك في نظام نقل الإلكترون ولكن دور هذه البروتينات غير معروف بالضبط. ومن أهم ملاحظ نظام نقل الإلكترون أن كل خطوة من خطوات هذا النظام تقل في مستوى طاقتها عن الخطوة السابقة لها. لاحظ شكل (١٦ - ٦) أى أن الحوامل تعمل في اتجاه الميل إلى زيادة الاختزال (الجهد الاختزالى reducing potential) يصير باستمرار في الاتجاه الموجب من $NADH$ حتى سيتوكروم a_3 (cytochrome a_3) - أى أن الإلكترون يسرى من مستوى عال للطاقة إلى مستوى أقل من الطاقة أى أن في كل خطوة من خطوات النظام تقل طاقة الإلكترون عن الخطوة السابقة، ويزداد فرق الطاقة المرتب على هذه النقلة إلى رابطة الفوسفور عن طريق تحويل مركب ADP إلى ATP . لاحظ في شكل (١٦ - ٦) أن أيونات الهيدروجين تتحرر في حالة أكسدة المرافق الإنزيمى - كيو المختزل reduced coenzyme-Q - وتلعب أيونات الهيدروجين المتحررة هذه دوراً مهماً في إنتاج ATP وتزود الإلكترونات في اتجاه سلسلة السيتوكرومات، ويعتقد بعض الباحثين أن مشاركة $(Co-Q)$ في المسلك الأساسى لنظام نقل الإلكترون لم يزل القسط الكافى من الدلائل والبراهين، وعلى أى حال فإن وجود المرافق الإنزيمى - كيو $(Co-Q)$ في ميتوكوندريا النباتات الراقية ومقدرته على أكسدة $(FADH + H^+)$ وعلى إعادة أكسدة سيتوكروم ب $(Cyt\ b)$ تعتبر دليلاً قوياً على مشاركة $(Co-Q)$ في نظام نقل الإلكترون (٩)، ومن شكل (١٦ - ٦) يتضح لنا أن كل



شكل ١٦ - ٦ : نظام نقل الإلكترون أبرزت قيمة جهد الأكسدة والاختزال ليوضح القوة الاختزالية النسبية لكل مركب في النظام من بداية NADH حتى O₂ الجزيئي .

زوج من الإلكترونات يمر في نظام نقل الإلكترون يترتب عليه تكوين ثلاثة جزيئات من ATP ، ويحدث تخليق جزيئات ATP ، عند أكسدة NADH وعند أكسدة سيتوكروم ب (Cyt b) وعند أكسدة سيتوكروم أ (Cyt a) ، وعند أقل خطوات نقل الإلكترون طاقة يمر الإلكترون من سيتوكروم (Cyt a₃) إلى O₂ وبذلك ينشط الأوكسجين ويستقبل أيونات الهيدروجين الحرة ليكون الماء .

وإذا أخذنا الآن في الاعتبار التكسير الكامل لجزيء واحد من الجلوكوز - أولاً - إلى جزيئين من حمض البيروفيك عن طريق مسلك (EMP) ثم إلى جزيئين من خلاات المرافق الإنزيمى - أ (acetyl Co A) ، ثم بعد ذلك من خلال دورة كربس إلى H₂O و CO₂ والتي يلزم لحدوثها توفر O₂ إلى CO₂.H₂O نجد أننا من الممكن أن نحصل على ثلاثين جزيئاً من ATP ، وإذا فحصنا خطوات التنفس الكلى الهوائى (مسلك EMP ودورة كربس) . نجد أن مسلك (EMP) . لاحظ شكل (١٦ - ٣) . يُعَلَّ أو ينتج جزيئين من ATP وجزيئين من NADH عن طريق الفسفرة المباشرة على مستوى مادة التفاعل - ويلاحظ أن هذه الكمية قد حُسِبَت على أساس جزيء واحد من كل من NADH, ATP لكل جزيء واحد من حمض البيروفيك يعطى جزيئاً واحداً من خلاات المرافق الإنزيمى - أ يدخل دورة كربس .

ويوجد أيضاً جزيئان من ATP يدخلان مسلك الانحلال الجليكولى (EMP) نتجت من مواد التفاعل وبذلك نضيف إلى الرصيد هذين الجزيئين .

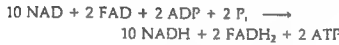
وتنتج جزيئات NADH من تحول ٣ - فسفوجلiser الدهيد 3-phosphoglycerdehyde إلى ١ ، ٣ - ثنائى فسفو جليسيرات 1,3 diphosphoglycerate - كذلك ينتج جزيئاً من GTP جوانوزين ثلاثى الفوسفات guanosine triphosphate خلال دورة كربس ، وذلك عن طريق تحويل سكسينيل المرافق الإنزيمى - أ (succinyl Co A) إلى حمض السكسينيك - ويحدث نقل مجموعة الفوسفات على الأرجح من GTP إلى ADP (أدينوزين ثنائى الفوسفات) ، وبذلك يتكون ATP :



وينتج جزيئان من NADH نتيجة لتحويل جزيئين من البيروفات إلى جزيئين من خلاات المرافق الإنزيمى - أ (acetyl Co-A) ، كذلك ينتج جزيئان من FAD H₂ فى الدورة ، ويوضح جدول (١٦ - ١) تلخيصاً لإنتاج ATP ، والمرافقات الإنزيمية المختلفة .

ومن الجدير بالذكر أن كميات قليلة من ATP تنتج كنتيجة مباشرة لتفاعلات

الدورة - ولكن في وجود O_2 الذى يعمل كمستقبل نهائى أو ختامى للإلكترون في نظام نقل الإلكترون ، فإن كل المرافقات الإنزيمية المختزلة $FADH$, $NADH$ والمنتجة في دورة كريبس تدخل نظام نقل الإلكترون - معطيةً بذلك القوة الاختزالية لتشجيع سريان الإلكترون وإنتاج ATP من ADP والفوسفور الغير عضوى ، ويعطى كل جزيء من $NADH$ ثلاثة جزيئات من ATP ، بينما يعطى جزيء من $FADH$ جزيئان فقط من ATP ، ويمكن تلخيص هذه التفاعلات كالآتى :



جدول ١٦ - ١ : علاقات الطاقة الكلية لمسلك EMP ودورة كريبس لأكسدة جزيء واحد من الجلوكوز أكسدة تامة لى وجود O_2 .

المسلك	$NADH$ (3 ATP)	$FADH$ (2 ATP)	ATP	الكمية الكلية للـ ATP
EMP	2 (6)	0	2	8
ومن حوض البيروكليك إلى				
حالات المرافق الإنزيمى - ١	2 (6)	0	0	6
دورة كريبس	6 (18)	2 (4)	2	24
المنتج الكلى للـ ATP	$10 \times 3 = 30$	$2 \times 2 = 4$	4	38 ATP

وإذا سلمنا بأن كمية الطاقة الناتجة من مولاً واحداً من ATP تساوى ١٠٠٠٠ كالورى - وأن كمية الطاقة المتولدة من مول واحد من الجلوكوز تساوى ٣٨٠٠٠٠ كالورى عن طريق التنفس - ولكن كما هو معروف فإن المول الواحد من الجلوكوز يعطى طاقة قدرها ٦٧٣,٠٠٠ كالورى وذلك فى التقديرات العملية - وعلى أى حال ، فإن الطاقة الفعلية المتاحة من جزيء واحد من ATP تبلغ فقط ٧٠٠٠ كالورى (يحدث فقد للطاقة على هيئة حرارة) - وليس ١٠,٠٠٠ - وعلى هذا الأساس فإن الطاقة الفعلية لكل مول واحد من الجلوكوز عن طريق التنفس الهوائى تبلغ ٢٦٦,٠٠٠ كالورى ، وإذا قسمنا هذا الرقم على كمية الطاقة المنتجة من احتراق مول واحد من الجلوكوز تحت الظروف العملية وهى ٦٧٣,٠٠٠ كالورى ، فإننا نحصل على كفاءة مقدارها ٤٠ ٪ للتنفس الهوائى ، وبذلك نستخلص أن الكائنات التى تنفس تنفساً هوائياً تكون فعالة فى استغلال الطاقة الكيميائية المخزنة فى الروابط الكيميائية ، وعلى العكس من

ذلك في التخمر الذي ينتج كمية قليلة من ATP والذي يدل على الكفاءة المنخفضة لعملية التنفس اللاهوائي .

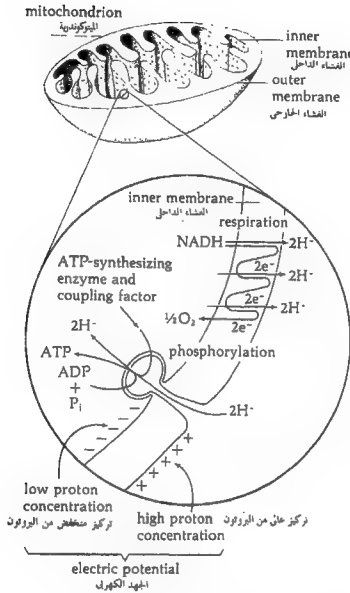
الفسفرة التأكسدية - النظرية الأزموكيمائية

Oxidative Phosphorylation — The Chemiosmotic Theory

يعتبر نظام نقل الإلكترون وتكوين ATP المرتبط بهذا النظام من الحقائق الثابتة ، واحترار العلماء لفترة من الوقت لتفسير الميكانيكية الدقيقة لهذه الرابطة بين نظام نقل الإلكترون وتكوين ATP ، واقترحت لتفسير ذلك عدة ميكانيكيات مثل النظرية الأزموكيمائية ، والنظرية الكيميائية ونظرية التغير في التكوين أو الشكل (conformational hypothesis) - ووصفت هذه النظريات لتفسير كيف ينشط نظام نقل الإلكترون الميتوكوندريا ويؤثر على ميكانيكية انتقال الطاقة لتكوين جزيئات ATP .

واقترح ميتشل (18) Mitchell نظرية الربط الأزموكيمائية ، وقد لاقت هذه النظرية قبولاً واستحساناً عامين ، وذلك لتفسير عملية تكوين ATP في كل من البلاستيدات الخضراء (الفسفرة الضوء تمثيلية) والميتوكوندريا (الفسفرة التأكسدية) . وأسست هذه النظرية على أساس أن الميتوكوندريا النشطة تحرر أيونات الهيدروجين H^+ إلى الجزء الخارجى من الغشاء ، ويشكل هذا التحرر لأيونات الهيدروجين القوة الحائلة لإزاحة البروتون الآتى من سريان الإلكترونات خلال نظام نقل الإلكترون ويكون من نتيجة تراكم أيونات الهيدروجين على الجزء الخارجى من الغشاء تولد تدرج في تركيز أيونات الهيدروجين يبدأ من الجزء الداخلى من الغشاء ويتدرج في الازدياد في التركيز باتجاه الجزء الخارجى من الغشاء (راجع الفسفرة الضوئية) ، ويمثل أو يشكل تدرج تركيز أيونات الهيدروجين عبر أغشية الميتوكوندريا الطاقة الكامنة أو طاقة الجهد potential energy اللازمة لتكوين جزيء ATP (18) .

وتوجد عدة تفسيرات عن كيفية تكوين ATP عندما تعاود أيونات الهيدروجين H^+ دخولها إلى الميتوكوندريا . وأحد هذه التفسيرات يقول أن أيونات الهيدروجين H^+ تتحرك من خلال قنوات channels تنتهى بعقد Knobs على سطح الغشاء لاحظ شكل (١٦ - ٧) وعند سريان أيونات الهيدروجين H^+ من الجزء الخارجى للغشاء إلى الجزء الداخلى ماراً خلال القنوات والعقد تتولد الطاقة اللازمة لنشاط الإنزيم المحفز لتخليق ATP وإزالة الماء وهو إنزيم ATP ase (إنزيم أدينوزين تراكى فوسفاتيز) . وأحد التفسيرات الأخرى تقول أنه أثناء مرور أيونات الهيدروجين H^+ خلال القنوات ترتبط



شكل ١٦ - ٧ : الميتوكوندريّة. والتفسير الأزموكيمائي لتكوين جزء ATP .

مبدئياً مع إنزيم ATP ase لتعطي فوسفات نشطة تكون لها المقدرة على التفاعل مع ADP - كذلك من الممكن أيضاً أن تُنشط حركة انتقال أيونات الهيدروجين H^+ خلال القنوات لإنزيم ATPase اللازم لتمثيل ATP .

والتحور الكبير الذى طرأ على نظرية Mitchell الأصلية هو الاقتراح القائل أن هناك جهد كهربي يتولد عبر الأغشية نتيجة لإزاحة كاتيون الهيدروجين H^+ أو أحد الكاتيونات الأخرى . ومن الجدير بالذكر أن المرافق الإنزيمى المختزل NADH (نيكليوتيد البيريدين) يعطى زوجاً من الإلكترونات يتحرك دخولاً وخروجاً عبر أغشية الميتوكوندريا لثلاث مرات متنقلاً من حامل إلى آخر فى نظام نقل الإلكترون وفى

النهاية يختزل هذا الزوج من الإلكترونات الأوكسجين ويتكون الماء ، وعندما يتحرك الإلكترون من الجزء الخارجى للغشاء فى كل مرة من الثلاث مرات السابق الإشارة إليهم فإن فرق الشحنة يسبب رحيل البروتونات فى نفس الاتجاه وينتج عن ذلك تدرج التركيز الخاص بأيونات الهيدروجين الذى يكون عالياً فى الجزء الخارجى ويقل فى اتجاه الجزء الداخلى من الغشاء .

وتسبب البروتونات المتممة أو المتراكمة على هيئة طبقات حركة البروتونات خلال قنوات الانتشار إلى داخل العقد - حيث فى داخلها يعطى الإلكترون الطاقة اللازمة لإحداث تفاعل $P_i + ADP$ وبذلك يتكون جزئى ATP ، وهذا التفاعل كما سبق القول يحفز إنزيم ATPase ، والذى يعرف عادة باسم العامل الرابط أو عامل الربط .

وعلى الرغم من أن هذه النظرية ينقصها إيضاح بعض التفاصيل لكنها تلقت دعماً من حيث سريان أيونات الهيدروجين H^+ ووجود الجهد الكهربى عبر أغشية الميتوكوندريا أثناء عمل نظام نقل الإلكترون ، كذلك توضح هذه النظرية طريقة عمل مركب داي نيتروفينول dinitrophenol وهو أحد العوامل الفاصلة uncouplers أى يفصل نظام نقل الإلكترون عن الفسفرة التأكسدية ، وتفسير ذلك تبعاً لنظرية ميتشل أن الفينول المتأين من الممكن أن « يكس » scavenge البروتونات من على الجزء الخارجى أو السطح الخارجى لغشاء الميتوكوندريا وبذلك يعترض سريان الإلكترونات اللازمة لنقل الطاقة وتكوين جزئى ATP .

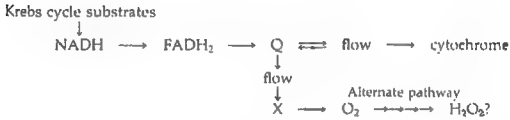
التنفس المقاوم للسيانيد - المسلك البديل

Cyanide- Resistant Respiration, The Alternative Pathway

يبدو أن التنفس المقاوم لفعل السيانيد منتشر فى أنسجة النباتات الرقيقة ، وتبعاً لذلك فإن الميتوكوندريا الخاصة بمثل هذه الأنسجة تكون مقاومة لفعل السيانيد (20, 12) . وترجع هذه المقاومة إلى نقطة تفرع branching point فى نظام نقل الإلكترون (ETS) تسبق حوامل السيوكرومات والتى من خواصها (البسيوكرومات) أنها حساسة جداً لفعل السيانيد . وفى الأنسجة النباتية التى تنقصها هذه النقطة المتفرعة أو المسلك البديل alternate pathway . فإن السيانيد يحجز أو يوقف نشاط السيوكرومات ويثبط سريان الإلكترون ، وبذلك يقف نظام نقل الإلكترون بالكامل . كذلك فإن السيانيد يوقف أكسدة المواد المرتبطة بالمرافق NAD linked substrates NAD ، وبذلك يثبط دورة كريس

وعلى الرغم من أن الباحثين لا يعرفون طبيعة نقطة التفرع هذه بالضبط ، لكنهم يعتقدون أنها تقع قبل السيتركرومات ب cytochromes b ، وحسباً أو تخميناً تقع قرب الكوينونات quinones .

ولقد نشر بندل وبونر Bendall & Bonner تقريراً (5) يفيد وجود مأسماه إنزيم الأوكسيديز البديل والمقاوم للسيانيد alternate cyanide- resistant oxidase كجزء من المسلك البديل alternate pathway - هذا بالإضافة إلى ارتباط هذا المسلك البديل بالعديد من المركبات التي لم يتحقق من تركيبها الكيميائي بالضبط مثل الفلافوبروتينات succinic aciddehydrogenase, NADH- ubiquinone reductase, flavoproteins - هذا بالإضافة إلى أن الباحثين قد افترضوا أن ubiquinone هو الجزئ المحورى عند نقطة التفرع - هذا على الأرجح - وأن الفلافوبروتينات هي أول مركب في هذا المسلك البديل .



وعندما يعمل المسلك البديل . فإن أكسدة السكسينات والمواد الأخرى المرتبطة بالمرافق الإنزيمى NAD - تبدو أنها مقاومة للسيانيد - أى أن المكان الأول لإنتاج ATP (لاحظ شكل ١٦ - ٦) يعمل أو فعال ، وبذلك تستمر عملية الفسفرة جزئياً طالما كانت الالكترونات تسرى خلال هذا المسلك إلى O₂ (20) ١

ويلاحظ أن هناك تضارباً في الآراء - بمعنى هل هذا المسلك البديل مرتبط في حد ذاته بالفسفرة أم لا ؟

ويمكن أن تتسائل ماهى الأهمية الفسيولوجية لهذا المسلك ؟ وأحد الآراء يقول أن هذا المسلك البديل له أهمية في حالة التنفس الحرج أو ذروة التنفس respiratory climateric أثناء نضج الثمار - ويؤدى هذا المسلك إلى إنتاج فوق أكسيد الهيدروجين (H₂O₂) (19) والذي يؤدى إلى زيادة الأكسدة وتحطيم الأغشية (8) - وهى عمليات لازمة لنضج الثمار .

وأشار سولومس Solomos في استعراضه لهذا الموضوع (20) إن غاز الإثيلين ethylene

يعمل على إنحياز المسلك البديل ، كذلك فإن البيروكسيدازات تكون ضرورية لنشاط إنزيم البيروكسيداز peroxidase اللازم لتثييل غاز الإيثيلين .

ويوجد تفسير شيق للدور الممكن الذى يلعبه المسلك البديل ، ويقول هذا التفسير أن هذا المسلك قد يمثل وسيلة لاستمرار أكسدة NADH واستمرار عمل دورة كربس - وبالرغم من أنه لا يحدث تصريف كاف لل ATP كما أنه ربما في التركيزات العالية يحدث تثبيطاً لدورة كربس من خلال توقف تدفق الإلكترون . وبالنظر إلى أهمية المركبات الوسيطة لدورة كربس في أنها تشكل أصول المكونات الخلوية . فإن الاحتياج إلى ميكانيكية ملائمة لبناء الدورة الفعالة (العاملة) عن طريق أكسدة NADH وتجهيد NAD^{+} حتى ولو كان محصول الطاقة منخفضاً - فإن التفسير السابق لأهمية المسلك البديل يعتبر معقولاً ومقبولاً .

تحويلة الهكسوز أحادى الفوسفات Hexose Monophosphate Shunt

تسمى تحويلة الهكسوز أحادى الفوسفات (HMS) أيضاً باسم دورة فوسفات البنتوز pentose phosphate cycle أو باسم مسلك الأكسدة المباشرة direct oxidation pathway ، وهو مسلك آخر يوجد في العديد من الكائنات ، وهذا المسلك يحدث في السيتوبلازم ويحتاج إلى توفر O_2 لعمله الكامل (لاحظ شكل ١٦ - ٨) وفي هذا المسلك يتكون المرافق المختزل (NADP) الذى يشارك في تكوين حمض ٦ - فسفوجلوكونيك 6-phosphogluconic acid وسكر الريبولوز ٥ - فوسفات ribulose-5-p - وإذا تأكسد جزئ واحد من الجلوكوز أكسدة تامة إلى CO_2, H_2O في هذا المسلك الدائرى (ست دورات لهذا المسلك حتى يتأكسد الجلوكوز) يتكون إثنا عشر جزيئاً من المرافقات الإنزيمية المختزلة (NADPH) - وفي وجود الإنزيم Transhydrogenase (الإنزيم الناقل للهيدروجين) - فإن الهيدروجين الخاص بالمرافق NADPH ينتقل إلى NAD فيتكون NADH وبذلك يتكون في هذه الدورة ٣٦ جزيئات من ATP (كل جزيء NADH يخلق ٣ جزيئات من ATP جدول ١٦ - ١) لكل جزيء من الجلوكوز . أى أن فعالية مسلك الهكسوز أحادى الفوسفات في أسر الطاقة المتحررة من أكسدة الجلوكوز تكون مثل فعالية مسلك الانحلال التليكولى ودورة كربس . وبالإضافة إلى فعالية الطاقة السابق الإشارة إليها . فإن أهمية هذا المسلك في الكائن الحى in vivo تكون مضاعفة للأسباب الآتية : أولاً : تعتبر تحويلة الهكسوز أحادى الفوسفات الوسيلة الكبرى أو العظمى في الخلية لإنتاج المرافق المختزل

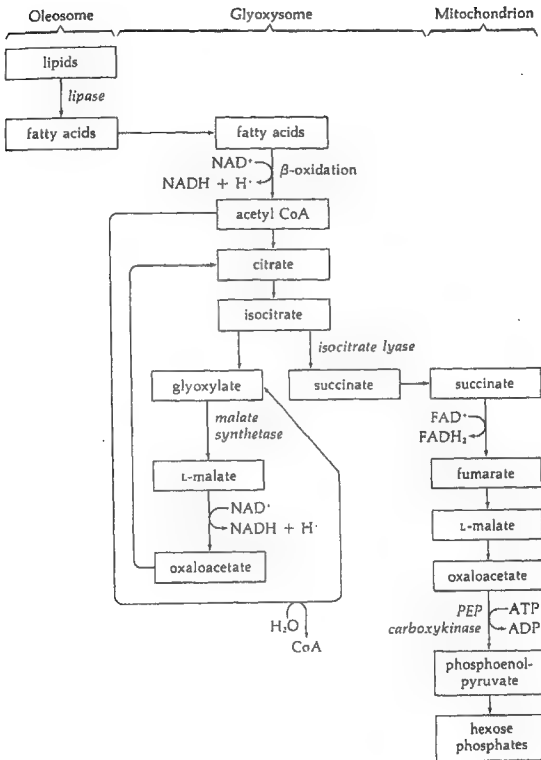
دورة الجلى أو كزيلات Glyoxylate cycle

تحول البنور الغنية بالدهون المخزنة هذه الدهون إلى الكربوهيدرات أثناء الإنبات ، وظلت ميكانيكية هذا التحويل غامضة حتى اكتشف كل من كور نبرج وكريس (16) Kornberg & Krebs دورة الجلى أو كزيلات glyoxylate في بكتيريا البسيدوموناس Pseudomonas . بعد ذلك اكتشفت تفاعلات وإنزيمات أكسدة بيتا β oxidation للأحماض الدهنية ، وتحويل مجموعة الخلات في خلات المرافق الإنزيمى أ إلى جلى أو كزيلات glyoxylate والمالات malate (حمض المالك) ، وهذه العملية تحدث في أجسام دقيقة (عضيات خلوية) سميت جلى أو كسى زومات glyoxysomes ، وأول من أطلق هذا الاصطلاح هو العالم بيفرز Beevers والذي يعتبر الرائد في هذا المجال .

وتحتوى الجلى أو كسى زومات glyoxysomes على جميع الإنزيمات اللازمة لأكسدة بيتا للأحماض الدهنية حتى تكوين خلات المرافق الإنزيمى - أ (acetyl Co, A) وتحويل مجموعة الخلات إلى حمض المالك وحمض السكسينك .

ولا توجد هذه الدورة glyoxylate في البنور التى تخزن النشا ، أما في البنور الدهنية (الزيتية) فإن هذه الدورة تتوقف عندما يتم استهلاك إحتياطى الدهون في هذه البنور . ومن الجدير بالذكر إن النباتات تستطيع تحويل الأحماض الدهنية إلى كربوهيدرات وذلك لوجود إنزيمين فريدين في عضيات الجلى أو كسى زومات - (لا يوجدان في الحيوان) وهما إنزيم أيزوسترات ليز (إنزيم تحليل السترات) iso citrate lyase وإنزيم مالات سنثيتيز (إنزيم بناء المالات) malate synthetase . والتفاعل الأول الكبير في مسلك الجلى أو كزيلات glyoxylate pathway هو تحويل الأيزوسترات إلى جلى أو كزيلات glyoxylate والسكسينات succinate بعيداً عن تفاعلات نزع مجموعة الكربوكسيل لدورة كريس .

والتفاعل الثانى الكبير هو تكثيف جلى أو كزيلات مع خلات المرافق الإنزيمى أ (acetyl Co A) لتكوين المالات malate والتى بدورها تتحول إلى أوكسالوخلات oxaloacetate وشكل (١٦ - ٩) يوضح التفاعلات التى تتضمنها عملية تحويل الأحماض الدهنية إلى الكربوهيدرات عن طريق دورة الجلى أو كزيلات ، وتنتج الأحماض الدهنية من تحليل الجليسيريدات الثلاثية triglycerides الموجودة في الأجسام الدهنية أوليوزومات oleosomes . ويقوم بهذه الخطوة إنزيم الليپاز lipase - وتحدث للأحماض



شكل ١٦ - ٩ : تحويل الدهون المخزنة إلى كربوهيدرات في البذور المستنبطة عن طريق دورة الجلي أوكسيلات .

الدهنية أكسدة بيتا β -oxidation في الجلي أوكسيمي زومات glyoxysomes ويتكون خلاات المرافق الإنزيمي - أ (acetyl Co A) ، ويتفاعل خلاات المرافق الإنزيمي - أ مع أوكسالو

خلات Oxaloacetate فتتكون السترات citrate ثم بعد ذلك السترات والمشباهة isocitrate بعد ذلك تتشطر الأيزوسترات إلى السكسينات succinate الجلى أو كزيلات glyoxylate - ويحفز هذا التفاعل بإنزيم أيزوسترات ليبز isocitrate lyase بعد ذلك تتحد الجلى أو كزيلات glyoxylate مع خلالات المرافق الإنزيمى - أ تعطى المالات ويحفز هذا التفاعل إنزيم بناء المالات malate synthetase والمالات المتكونة هذه تكون فى الجلى أوكسى زومات فتحدث لها عملية أكسدة لتعطى أوكسالوخلالات والتى بدورها تبدأ الدورة من جديد باتحادها مع خلالات المرافق الإنزيمى - أ الناتج من أكسدة بيتا للأحماض الدهنية وترحل السكسينات من الجلى أوكسى زومات glyoxysomes وتدخل الميتوكوندريا حيث يحدث لها تحويل إلى الأوكسالوخلالات عن طريق دورة كريس .

وتؤدى الزيادة فى إنتاج أوكسالوخلالات (OAA) إلى توفر إمداد كافى منها لإنتاج الأحماض الأمينية والكربوهيدرات بطريق عكسى للانحلال الجليكولى - ومما هو جدير بالذكر إنه يحدث تحول أوكسالوخلالات (OAA) إلى فسفو إينول حمض البيروفيك phosphoenolpyruvic والمركبات الوسطية الأخرى لمسلك الانحلال الجليكولى فى السيتوبلازم .

وربما نتسأل لماذا لا تتحد الأوكسالوخلالات مع خلالات المرافق الإنزيمى - أ فى داخل الميتوكوندريا ، ولماذا لا تؤكسد إلى CO_2 ، H_2O عن طريق دورة كريس .

ولا تحدث هذه التفاعلات السابقة فى البنزور المخزنة للدهون بسبب عدم توفر خلالات المرافق الإنزيمى - أ (acetyl CoA) المشتق من البيروفات وهذا راجع إلى قلة محتوى هذه البنزور من المواد الكربوهيدراتية لذلك لا تتوفر خلالات المرافق الإنزيمى - أ بدرجة كافية لكى تدخل الميتوكوندريا ، كذلك فإن خلالات المرافق الإنزيمى - أ المنتجة فى تفاعلات الجلى وأكزيلات تبقى داخل الجلى أوكسى زوم glyoxysome ويترتب على ذلك إن حمض الأوكسالوخلات الذى تكون داخل الميتوكوندريا يتحول إلى (PEP) فسفو إينول حمض البيروفيك - وهذا التحول الأخير وكذلك التفاعلات العكسية لمسلك الانحلال الجليكولى تحدث فى السيتوبلازم وتحتاج إلى طاقة ATP ومرافق إنزيمى مختزل NADH ، ويتوفر المرافق المختزل NADH عن طريق تفاعلات أكسدة بيتا للأحماض الدهنية ، ويستعمل جزءا من NADH فى التفاعلات العكسية للانحلال الجليكولى أما الجزء الآخر فيستعمل لتوليد ATP عن طريقة الفسفرة التأكسدية ونظام نقل الاليكترون (ETS) داخل الميتوكوندريا..

وهكذا فإن دورة الجلى أو كزيلات glyoxylate cycle مهمة بصفة أساسية لإنبات ونمو بادرات البنور الزيتية (الدهنية) لأنها تمدّها في هذه المراحل بالمواد الكربوهيدراتية التي تتمثل من الدهون (الليبيدات) .

قياس التنفس - معامل التنفس

Measurement of Respiration - Respiratory Quotient

تتضمن أغلب الطرق المستخدمة لقياس معدل التنفس التقديرات الكمية لغاز CO_2 المنبعث أو O_2 المستهلك وإحدى الطرق البسيطة والسريعة هي إمرار CO_2 المتصاعد في محلول من هيدروكسيد الباريوم $(Ba(OH)_2)$ ، ثم نحصل على وزن كربونات الباريوم المتكونة $(BaCO_3)$ ويوجد تحول لهذه الطريقة هو امتصاص CO_2 المنبعث في محلول من أيدروكسيد الصوديوم $NaOH$ ، وتقدر كمية CO_2 الممتصة بالمعايرة وعموماً فإن أغلب تقديرات معدلات التنفس قد أنجزت عن طريق القياس المباشر للأوكسيجين باستخدام قطب كهربائي (إلكترود) electrode . ويعرف تركيز الغير مستعمل في التنفس عن طريق محلل للأوكسيجين oxygen analyzer يعطى قراءات القياس المباشر بعد العويض التلقائي (الأوتوماتيكي) لتأثيرات الحرارة على زوبانية الأوكسجين ونفاذية الأغشية .

ونظرا لوجود اختلافات في التصميمات الخاصة بأجهزة محللات الأوكسيجين والكتروداته فلن نعرض لوصف شتمثل هذه الأجهزة .

وتوجد طريقة أخرى بنيت على تحليل وقياس CO_2 عن طريق قياس أطياف الأشعة دون الحمراء (Infrared spectrophotometry) . ويقاس التنفس بملاحظة التغيرات التي تحدث على التبادل الغازي وهذا يدل على النشاط التنفسي . وقد استعمل العلماء في الماضي أجهزة المانوميترات (manometers) المتصلة بدورق مخروطى لقياس التغيرات في ضغط الغاز نتيجة لتنفس المواد الحية ، وتوضع المواد الحية في الدورق مثل الأنسجة المستنبئة والأنسجة الحية فيحدث التبادل الغازي ، ولم تعد تستعمل مثل هذه الأجهزة الآن بدرجة كبيرة . وعندما نقيس التنفس فمن المستحسن أن نقيس كلاً من O_2 المستهلك و CO_2 المنبعث وتسمى النسبة بين CO_2 المنبعث و O_2 المستهلك بمعامل التنفس (RQ) respiratory quotient .

فإذا استعملت المواد الكربوهيدراتية في التنفس فإن معامل التنفس يساوى الوحدة ويختلف معامل التنفس (RQ) تبعاً لاختلاف مواد التنفس لاختلافات كبيراً (بروتينات دهون ، كربوهيدرات) .

فمثلاً إذا استعملت المواد التي على درجة عالية من الأكسدة مثل أحماض دورة كريبس فإن معامل التنفس RQ يكون أكبر من الوحدة ، كذلك فإن المواد المختزلة مثل الدهون تعطي معاملًا تنفسيًا أقل من الواحد ، وبصفة عامة إذا استعملت الخلية المادة الكربوهيدراتية في التنفس فإن جزيئاً واحداً من O_2 يستهلك نظير جزيئاً واحداً من CO_2 ينبعث أو يتصاعد . أما المنتجات الوسطية لدورة كريبس فتكون مؤكسدة بدرجة كبيرة بالمقارنة بالمواد الكربوهيدراتية ويترتب على ذلك إنها تحتاج إلى كمية أقل من O_2 لأكسدتها إلى CO_2 والماء - فمثلاً أكسدة حمض المالك إلى CO_2 يعطي معاملًا تنفسيًا (RQ) قدره ١,٣٣ .

والدهون تعتبر مواد مختزلة بالنسبة للمواد الكربوهيدراتية لذلك تحتاج إلى كمية من O_2 أكبر من المواد الكربوهيدراتية لتتأكسد في التنفس ومعامل تنفسها يكون في حدود ٠,٧ . ويعطي معامل التنفس معلومات قيمة للباحث ومنه ممكن أن نستطيع استنتاج دليلاً مبدئياً على طبيعة المادة المستخدمة في التنفس ، ويجب ألا ننسى أن التحقق الدقيق لنوع مادة التنفس ، عن طريق معامل التنفس يعتبر مستحيلاً . فإذا استخدمت عدة مواد في آن واحد في التنفس فإن معامل التنفس المتحصل عليه يكون عبارة عن متوسط لقيمة معامل التنفس لكل مادة ، وكما هو متوقع فإن معامل تنفس معظم الأعضاء النباتية المكتملة النمو والتي تحتوي على إمداد كاف من الكربوهيدرات تكون قيمته من ٠,٩٧ - ١,١٧ .

ومما تقدم نستنتج إن مادة التنفس المستعملة بكثرة تحت الظروف الطبيعية هي المواد الكربوهيدراتية ، أما النباتات التي تحت ظروف الجوع starvation فإن معامل تنفسها يكون باستمرار أقل من الوحدة .

وقد ذكر جامس James (14) أمثلة لمثل هذه الحالة وهي الأوراق الخضراء المسنة والأوراق الموضوعة في الظلام والأجنة المفصولة ويحدث هذا الانخفاض في معامل التنفس نتيجة لاستخدام المواد المختزلة (مثل الأحماض الدهنية والبروتينات) في التنفس . فمثلاً قد لاحظ ييم Yemm (24, 25) معاملًا تنفسيًا في حدود ٠,٨٥ أو أقل للأوراق الخضراء الموضوعة في الظلام . هذا وتعتبر البذور المستتبطة من أحسن المواد للدراسة التوافق بين معامل التنفس ومادة التنفس . وكما هو معروف فإن المواد البروتينية تنكسر في الأعضاء المخزنة ثم تخلق مرة ثانية في الجنين أثناء (إنبات البنور) .

وفي البذور عادةً تخزن المواد الدهنية بالإضافة إلى الكربوهيدراتية وفي حالات كثيرة تشكل المواد الدهنية الغالبية العظمى من الغذاء المخزن في البذرة ، وفي هذه الحالة فإننا نجد معامل التنفس أثناء إنبات مثل هذه البذور يكون أقل من الوحدة بكثير ، أما البذور التي تشكل المواد الكربوهيدراتية فيها الغذاء الرئيسي المخزن فإننا نجد أن معامل التنفس يكون قريباً من الوحدة .

العوامل المؤثرة على معدل التنفس

Factors Affecting Rate of Respiration

درجة الحرارة Temperature :

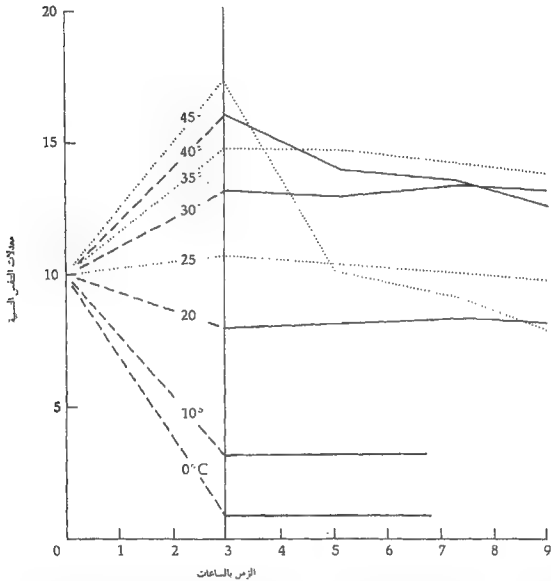
مثل كل التفاعلات الكيميائية فإن التفاعلات الكيميائية للتنفس تكون حساسة للتغير في درجة الحرارة ، وبما أن تفاعلات التنفس تحفزها الإنزيمات لذا نجد أن مجال التنفس الحرارى ضيق ، فعلى درجات الحرارة القريبة من الصفر المثوى نجد أن معدل التنفس منخفض جداً ويزداد بارتفاع درجة الحرارة فإن معدل التنفس يزداد حتى تصل إلى درجة حرارة تحطم الإنزيمات ، وعادة نحصل على معدل التنفس الأعظم أو الأقصى maximum rate في مجال حرارى يقع بين ٣٥ - ٥٤ م . ويجب عند دراستنا لأثر الحرارة على التنفس أن نأخذ في الاعتبار مدة الوقت أو طول الوقت الذى عرض له العضو النباتى أو النبات .

فمثلاً في بادرات البسلة (*Pisum sativum*) التى يبلغ عمرها أربع أيام نجد أن معدل التنفس يزداد بارتفاع درجة الحرارة من ٢٥ م - ٤٥ م - فإذا تركت البادرات لأى فترة زمنية على هذه الدرجة المرتفعة من الحرارة (٤٥ م) فإن معدل التنفس ينخفض ، وبكلمات أخرى يجب أن ندخل في الاعتبار عامل الوقت عند دراستنا لأثر الحرارة على التنفس .

ومن الواضح أن على درجات الحرارة المرتفعة عن ٣٠ م - فإن العوامل المؤدية إلى تغير طبيعة الإنزيمات denaturation of enzymes تبدى أو تظهر أثرها السىء على معدل التنفس ، وحيث أن أثر الحرارة المغير لطبيعة الإنزيمات لا يحدث فوراً ، بل يحتاج لبعض الوقت ، لذا نجد ارتفاعاً مبدئياً لمعدل التنفس - قبل أن يظهر الأثر السىء لدرجة الحرارة وينخفض المعدل ، وعموماً كلما كانت درجة الحرارة مرتفعة قصر الوقت الذى يمر قبل أن ينخفض معدل التنفس .

وأظهرت أبحاث فرنانديس (7) Fernandes أهمية عامل الوقت عند دراسة أثر الحرارة

على التنفس ، ويوضح شكل (١٦ - ١٠) أن درجة الحرارة المثلى لبادرات البسلة البالغة من العمر أربعة أيام هي 30°C - حيث لم يلاحظ انخفاض في معدل التنفس على هذه الدرجة لفترة طويلة من الوقت .



شكل ١٦ - ١٠ : أثر درجة الحرارة على معدل التنفس في بادرات البسلة (*Pisum sativum*) التي عمرها أربعة أيام. لاحظ العلاقة بين درجة الحرارة ، الزمن ، معدل التنفس - الخطوط المتكسرة التي تدل على فترة الوقت التي تمر بين التغير في درجة الحرارة من 25°C إلى درجة الحرارة الموضحة في الشكل .

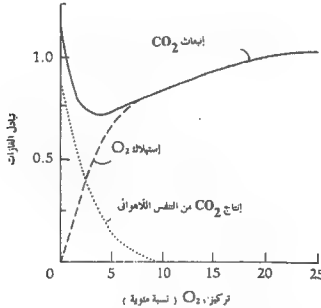
عن : D.S. Fernandes, 1923, Rec. Trav. Bot. Neerl, 20:107.

الأوكسجين

لا بد من توفر O_2 حتى تحدث تفاعلات دورة كريس ويعتبر O_2 هو المستقبل النهائي

أو الختامي terminal acceptor للإلكترونات في نظام نقل الإلكترون (ETS) ، لذا فإن معدل التنفس يكون حساساً للتغيرات في تركيز O_2 وبصفة عامة - فعلى تركيز O_2 المنخفض فإن كلاً من التنفس الهوائى واللاهوائى يحدث في النبات ويكون معامل التنفس (RQ) أكبر من الوحدة ، وفي الحقيقة قد تصل قيمته إلى المالاهاية عند وصول تركيز O_2 إلى الصفر . أى أنه تحت الظروف اللاهوائية الكاملة يكون كل CO_2 المنتج نتيجة لحدوث التنفس اللاهوائى أو التخمر كلية ، ويرفع تركيز O_2 فإن كمية CO_2 الناتجة عن التنفس اللاهوائى تنخفض بسرعة ويزداد التنفس الهوائى ويصل معامل التنفس (RQ) إلى قيمة الوحدة ، وتسمى النقطة التي يصل عندها معامل التنفس (RQ) إلى قيمة الوحدة عند تركيز محدد ومعين من O_2 بنقطة الانتهاء extinction point (21) وعندها يتوقف التنفس اللاهوائى .

وأظهرت أبحاث واتسون (14) Watson مثلاً نموذجياً لهذه العلاقات مع بادرات التفاح صنف براملى (Bramley) - لاحظ شكل (١٦ - ١١) .



شكل ١٦ - ١١ : إنتاج CO_2 بادرات التفاح (Bramley) عند تركيزات مختلفة من O_2 - معدل إنتاج CO_2 في الهواء يعادل واحد .

عن : W.O. Janes, 1953. Plant Respiration Oxford : Celarenc. n. ١٠

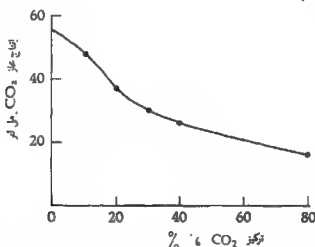
وعند دراسة معدل التنفس على مجال واسع من تركيزات O_2 - فمن المرغوب فيه أن نقيس كلاً من إنتاج CO_2 واستهلاك O_2 ، واستهلاك O_2 يعطى مقياساً للتنفس

الهوائى - كما يعطى إنتاج CO_2 تحت نقطة الانتهاء ، وعموماً فإن إنتاج CO_2 تحت نقطة الانتهاء يكون نتيجة حدوث التنفس الهوائى واللاهوائى ، واستهلاك O_2 تحت نقطة الانتهاء يمثل مقياساً دقيقاً للتنفس الهوائى ، لذلك فإن تقدير مشاركة كل من الغازين على مجال واسع عن تركيزات O_2 يتيح لنا مقياس لكل من التنفس الهوائى واللاهوائى . ودلت الدراسات العديدة على معدل التنفس للعديد من النباتات على قاعدة عامة وهى عند زيادة تركيز O_2 عن الصفر يزداد معدل التنفس الهوائى ، وفى معظم النباتات تكون هذه الزيادة على هيئة خط هذلولى hyperbolic بمعنى أن معدل الزيادة ينخفض بزيادة تركيز O_2 .

وفى بعض الخمامات النباتية تكون الزيادة فى معدل التنفس ذات علاقة خطية linear مع معدل زيادة تركيز O_2 - وقد وجد تايلور Taylor (23) هذه الظاهرة فى حالة إنبات حبوب الأرز ، وتفسر هذه الظاهرة (العلاقة الخطية) هو أن استهلاك O_2 يكون محدوداً بوجود حاجز يمنع انتشار O_2 - مثل أغشية حبوب الأرز - ولقد أشار جيمس James (14) أن استهلاك O_2 فى هذه الحالة يكون متناسباً تناسباً طردياً مع كمية المنتشرة عبر الحاجز barrier - وليس مع كمية O_2 المستهلكة فى التنفس .

ثانى أكسيد الكربون Carbon Dioxide

لقد أثبتت دراسات كدس Kidds (15) أن زيادة تركيز CO_2 لها تأثير مبطئ واضح على تنفس بذور المستردة البيضاء « الخردل الأبيض » المستنبطة White mustard - لاحظ شكل (١٦ - ١٢) .



شكل ١٦ - ١٢ : تبطئ معدل التنفس فى بذور المستردة البيضاء المستنبطة كنتيجة لزيادة تركيز CO_2
 W. Stiles and W. Leach. 1960. Respiration in Plants. New York: Wiley. عن :

وعلى الرغم من أن دراسات عديدة على تنفس الأوراق قد أثبتت تأثير CO_2 الميثبط على التنفس ، لكن توجد أدلة تشير إلى أن هذا الأثر الميثبط لغاز CO_2 على التنفس يكون بطريقة غير مباشرة ولو بصورة جزئية - ولقد أثبت هيث (11) أن CO_2 يسبب غلق الثغور وبذلك يحد من التبادل الغازي وهذا الغلق للثغور ربما يرفع التركيز الداخلي لغاز CO_2 بدرجة كبيرة ، وبذلك يحد من التنفس .

الأملاح الغير عضوية Inorganic Salts

لاحظ لوندجار دو بورستروم (17) Lundegordh & Burstrom أن معدل التنفس يزيد إذا نقل النبات أو النسيج النباتي من الماء إلى محلول ملحي ، وكمية الزيادة في معدل التنفس في هذه الحالة يسمى بالتنفس الملحي salt respiration ، وهذا النوع من التنفس قد نوقش بالتفصيل في الفصل السابع .

التثبيث (أو الحث) الميكانيكي Mechanical Stimulation

أثبت أودس Audus في سلسلة من الدراسات (1, 2, 3, 4) أن معدل تنفس الأوراق يزداد بمسك هذه الأوراق باليد أو خبطها أو ثنيها ، وفي أوراق نبات « كرز الغار » "cherry laurel" تبلغ الزيادة في معدل التنفس نتيجة لمسك الأوراق باليد حوالي ١٨,٣٪ - أما إذا كررت هذه المعاملة لمدة من الوقت فإن الزيادة في معدل التنفس لا تكون بنفس المعدل السابق (أى تقل الاستجابة) .

الجروح Wounds

لقد عرف العلماء منذ سنوات عديدة أن جرح أحد أعضاء النبات يزيد من تنفس هذا العضو ، وبصفة عامة فإن الجروح يترتب عليها حدوث النشاط المرستيمي في منطقة الجرح ، وتكون النتيجة هو تكوين كالوس الجرح wound callus ، ونستطيع الآن أن نتخيل العلاقة بين التنفس والجروح [زيادة معدل النشاط المرستيمي وتكون الكالوس يحتاج إلى معدل أكبر من التنفس] ودلت دراسات هوبكنز (13) Hopkins على وجود زيادة كبيرة في كمية السكر نتيجة لقطع درنات البطاطس ، وربما تكون الزيادة في معدل التنفس بعد إحداث الجروح نتيجة وفرة مادة التنفس respiratory substrate وهي السكر في هذه الأحوال .

الأسئلة :

- ١٦ - ١ هل المعادلة العامة للتنفس تعطى تقديراً دقيقاً للعملية ؟ اشرح ؟
- ١٦ - ٢ هل من الممكن نظرياً أن ينقل الكربون في الخلية من الجلوكوز إلى النشا إلى الجلوكوز إلى حمض البيروفيك إلى الألائين إلى البروتين ؟ وضح ؟
- ١٦ - ٣ ما هي أهمية ازدواج التفاعلات في النظم البيولوجية ؟
- ١٦ - ٤ اقترح ما هو السبب في أن درجة حرارة الليل المنخفضة تبدو في أنها تشجع حركة المغذيات والتمو في بعض النباتات .
- ١٦ - ٥ اشرح المصطلحات الآتية :
التخمير . الانحلال الجليكوئى . مسلك الهكسوز ثنائى الفوسفات . مسلك Einbden- Myerhof- parnas .
- ١٦ - ٦ أذكر بعض المركبات التى تمثل في النباتات عندما تكون البيروفات واحدة من الحامات الابتدائية .
- ١٦ - ٧ وضح الملاح أو الخصائص الأساسية الهامة لمسلك " ENP " معبراً عنه بالمواد الداخلة في التفاعل والناتج ونوعية التفاعلات ؟
- ١٦ - ٨ اشرح الاصطلاح : « فسفرة على مستوى مادة التفاعل » ؟
- ١٦ - ٩ ماهو دور المرافق الإنزيمى - " Co A " - وضح كيف يتكون ؟
- ١٦ - ١٠ من أى النواتج التنفسية الوسطية يُشتق كل من : الأحماض الدهنية - الجبريلينات . ذيل كحول الفيتول الخاص بالكولوروفيل ؟
- ١٦ - ١١ لماذا تكون دورة كريس أكثر كفاءة في إنتاج ATP في وجود O_2 بالمقارنة بمسلك EMP ؟
- ١٦ - ١٢ ما هي وظيفة نظام نقل الإلكترون ؟ كيف يعمل ومن أى المصادر يدفع هذا النظام القوة الاختزالية اللازمة لتشغيله ؟
- ١٦ - ١٣ لماذا يكون O_2 ضرورياً لتشغيل عملية نقل الإلكترون ؟
- ١٦ - ١٤ كيف يلام تركيب الميوكوندريا تشغيل نظام نقل الإلكترون ؟
- ١٦ - ١٥ اشرح النظرية الأزموكيمائية لتفسير الفسفرة التأكسدية ؟
- ١٦ - ١٦ كيف يمكن أن يلعب المسلك البديل دوراً هاماً فيما يخص بوظيفة دورة كريس وإنتاج المركبات الوسطية ؟

١٦ - ١٧ أذكر منتجين أساسيين ذو أهمية كبرى من منتجات مسلك الهكسوز أحادى الفوسفات ؟

١٦ - ١٨ العديد من البذور غنية فى الليبيدات وفقيرة فى الكربوهيدرات - وضح كيف يتم توفير الطاقة اللازمة للجنين النامى من الدهون ؟ - ما هو المسلك الأساسى فى هذه العملية وكيف يعمل ؟

١٦ - ١٩ وضح ما معنى الاصطلاح أليوزومات *oliosomes* ومعامل التنفس *RQ* ؟

١٦ - ٢٠ وضح أوجه التشابه والاختلاف بين الفسفرة الضوئية ، الفسفرة التأكسدية ، الفسفرة على مستوى مادة التفاعل ؟

١٦ - ٢١ وضح بعض العوامل الكبرى التى تؤثر على التنفس ؟

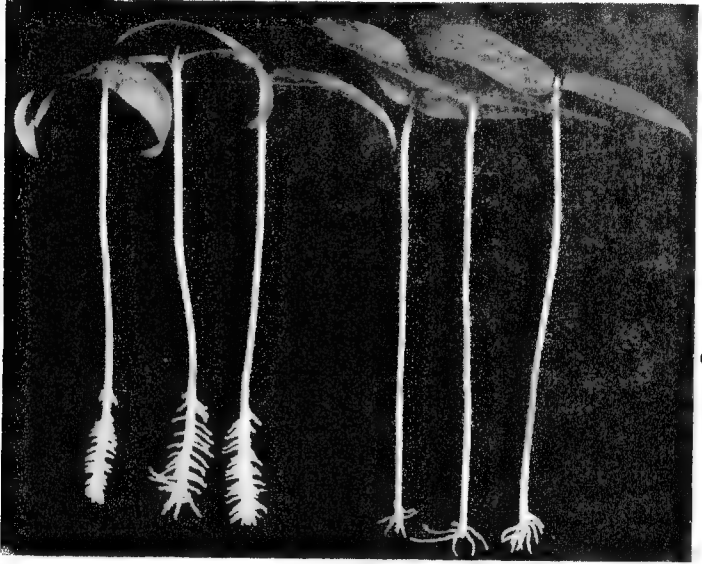
١٦ - ٢٢ ما هى بعض الميكانيكيات المنظمة فى الخلية النباتية والمسئولة عن : التخزين ، النمو ، التنفس ، تكوين المنتجات الوسطية للتنفس ؟ - كيف يحدث أن : عملية البناء تسيطر بمعدل أكبر من حدوث الأخرى (التنفس) ؟

قراءات مقترحة :

- Bonner, W.D., Jr. 1973. Mitochondria and plant respiration. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Ikuma, H. 1972. Electron transport in plant respiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:419-436.
- Laties, G.G. 1982. The cyanide-resistant alternative path in higher plant respiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:519-555.
- Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.
- Meeuse, B.J.D. 1975. Thermogenic respiration in aroids. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:117-126.
- Solomos, T. 1977. Cyanide-resistant respiration in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:279-297.
- Solomos, T., and G.G. Laties. 1976. Induction by ethylene of cyanide-resistant respiration. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 70:663-671.
- Stryer, L. 1981. *Biochemistry*, 2nd ed. San Francisco: Freeman.
- Theologis, A. 1979. The genesis development and participation of cyanide-resistant respiration in plant tissue. Ph.D. Thesis, University of California, Los Angeles.
- White, A., P. Handler, E.L. Smith, R.L. Hill, and I.R. Lehman. 1978. *Principles of Biochemistry*, 6th ed. New York: McGraw-Hill.



الهormونات النباتية: الأوكسينات (^١) Phytohormones: The Auxins



تكوين وغو الجذر في فاصوليا المنج المعاملة بالأوكسين (يساراً) وغير المعاملة يميناً (^٣).

مهداة من : C.W. Heuser, The Pennsylvania State University.

(١) كلمة Phyto تعني نبات وهي كلمة لاتينية أما كلمة hormone فهي كلمة لاتينية وتعني القوة المحركة أو القوة الدافعة impetus أو القوة الباعثة impulse وقد أدخلت إلى العربية كما هي عن اللاتينية .

(٢) كلمة auxin كلمة مشتقة من الكلمة اليونانية auxein وهي تعني الزيادة أو النمو وقد أدخلت إلى العربية كما هي .

(٣) توضح الصورة أن النباتات هي بادرات فاصوليا المنج وتكوين وغو الجنور على السوقة الجنينية السفلى لهذه البادرات بعد إزالة الجذر الابتدائي .



كان ساكس (50) Sachs أول من افترض وجود الكيماويات المنظمة لنمو النبات في النصف الأخير من القرن التاسع عشر وافترض أن « المواد المكونة للأعضاء » تُنتج في أوراق النباتات ثم تنتقل متجهة إلى أسفل . ولقد فتحت هذه النظرية الفذة الرائدة المجال للدراسة المركزة على تنظيم نمو النبات خلال القرن العشرين .

نبذة تاريخية :

بينما كان ساكس Sachs يبنى نظرياته الخاصة بتنظيم النمو كان هناك عالم آخر مشهور بدراسة الانتحاءات النباتية Plant tropism ، وعلى الرغم من أن دارون Darwin كان مشهوراً بنظريته الخاصة بالتطور evolution إلا أنه قام بدراسة تأثير الجاذبية الأرضية والضوء الساقط من جانب واحد على حركة النبات (11) ، فقد أشار إلى أن تأثير كلاً من الضوء والجاذبية الأرضية على انحناء كلاً من الجذور والمجموع الخضري راجعاً إلى تأثير القمة ، وهذا التأثير من الممكن انتقاله إلى أجزاء النبات الأخرى . ولقد توصل إلى أنه عند تعريض البادرات إلى ضوء جانبي فينتج عن ذلك أن بعض المؤثرات تنتقل من الجزء العلوى إلى الجزء السفلى مسببة انحناء الأخير . أما فيما يتعلق بالانتحاء الأرضي geotropism للجذور فقد أوضح أن القمة فقط هى التى تعمل على ذلك وأيضاً على انتقال هذا التأثير للأجزاء المجاورة مسببة بذلك انحنائها إلى أسفل (11) .

كان دارون مهتماً بصفة أساسية - «بغمد الريشة»^(١) "Coleoptile" وهو عبارة عن ورقة متخصصة ومتحورة على صورة اسطوانة مجوفة تغلف وتحيط بالسويقة الجنينية العليا epicotyl ومتصلة بالعقدة الأولى وهى توفر الحماية للقمة النامية الرقيقة لبادرات النجيليات حتى تبرز الورقة الأولى ذات النمو السريع فوق سطح التربة .

وتوصل دارون إلى أنه إذا عُرضت قمم تلك الأغمد إلى مصدر ضوئى من جانب واحد Unilateral فإن الأغمد تنحني فى اتجاه الضوء ، وكما نعلم اليوم فإن هذه الاستجابة يطلق عليها الانتحاء الضوئى Phototropism والمنبه الضوئى ينتج من نشاط هرمونى . وقد لاحظ دارون أيضاً أن تغطية أو إزالة قمة الغمد يسبب عدم استجابة الغمد للانحناء ، وقد أدت تلك النتائج إلى أن يعلن دارون أن قمة غمد الريشة تشترك فى الاستجابة للإنتحاء الضوئى .

(١) Coleo كلمة لاتينية تعنى غمد ، و Ptile كلمة لاتينية تعنى ريشة .

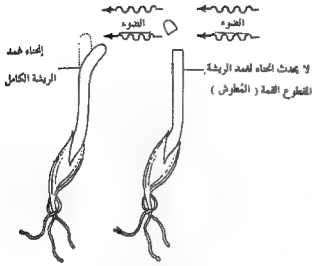
وفي الوقت الذي كان فيه دارون يقوم بتجاربه تمكن سالكوفسكى وسالكوفسكى Salkowski and Salkowski من اكتشاف إندول حمض الخليك indole-3- acetic acid في البیئات المتخمرة ، وقد استخدمت تلك المادة في الانتحاء الضوئي لأغمداد الريشة لعدة سنوات فيما بعد . في العشر سنوات الأولى من القرن العشرين قام العالمان بايليس وستارلينج Bayliss and Starling بدراسة النظام الهاضم في الكلاب وقدموا اصطلاح « هرمونات » hormones واقترحوا خصائصها التالية : ١ - هي مواد كيميائية خاصة ومعينة ٢ - تنتج في أماكن معينة من الكائن ٣ - تنتقل إلى أماكن أخرى حيث يظهر أثرها فيها (تعرف هذه الأماكن باسم الأهداف targets) ٤ - في هذه الأهداف وبكميات صغيرة تقوم بتنظيم الاستجابات الفسيولوجية (النمو growth ، والحركة movement ، والتكاثر Reproduction) . ولم تمض فترة طويلة بعد ذلك حتى استخدم علماء النبات اصطلاح « هرمون » .

في عام ١٩٠٧ أثبت فيتنج (15) Fitting أن إحداث قطع على جانب واحد أو على كلا الجانبين لقمة غمد ريشة الشوفان لا يمنع التأثير الانتحائي للضوء طالما أن الأسطح المقطوعة لم تنفصل وما زال الجزء المقطوع متصل بباقي الغمد . وقد أظهرت تلك التجربة أن الترابط الخلوي الكامل ليس ضرورياً لمرور المحفز الداخلي . وفي أوائل القرن العشرين^(١) استطاع بويزن جنسن (8) Boysen-jensen أن يقدم دليل آخر عن طبيعة المادة المنبهة للانتحاء الضوئي لغمد الريشة وأوضح علاقة هذا المنبه بعملية الانتحاء الضوئي ، حيث قام بإزالة القمة الطرفية لغمد الريشة أسفل القمة ببضع ملليمترات من الطرف ووضع مكانها مكعب من الجيلاتين ، ثم أعاد وضع القمة المزالة فوق قطعة الجيلاتين وقام بإسقاط الضوء من جانب واحد فنتج عن ذلك انحناء للغمد في اتجاه المصدر الضوئي تماماً كما يحدث في الغمد العادي (أى دون أى معاملة^(٢)) وقد أثبت بويزن جنسن أيضاً أن الانتحاء الضوئي الطبيعي لغمد الريشة يمكن منعه بإغمداد شريحة رقيقة من الميكال mica^(٣) عريضاً أسفل قمة الغمد ببضع ملليمترات فقط لنصف المسافة أى في الجانب المظلم لبادرات النجيليات المضاءة من جانب واحد . أما إغمداد قطعة الميكال

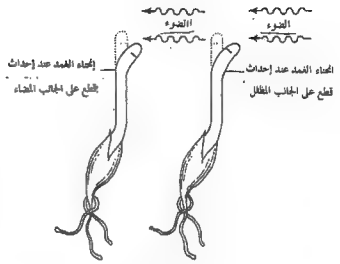
(١) كان ذلك عام ١٩١٠ .

(٢) يدل ذلك أن المادة المؤثرة في الانتحاء الضوئي تمر خلال مكعب الجيلاتين وهو بالطبع مادة غروية غير حية .

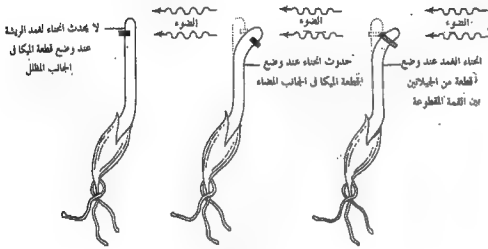
(٣) الميكال من المعادن الطبيعية وتوجد على شكل رقائق نصف شفافة وهي تستخدم أساساً كأداة عازلة وهي صلبة غير منقطة .



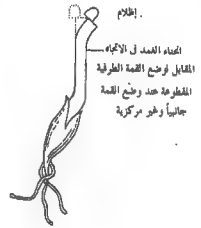
Darwin, 1880s



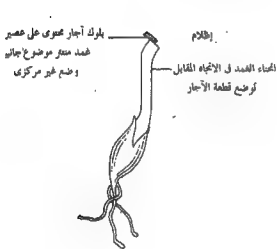
Fitting, 1907



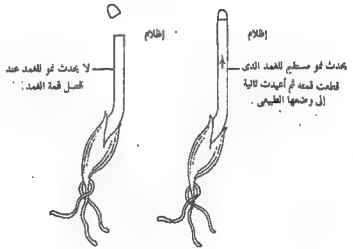
Boysen-Jensen, 1910



Paal, 1918



Stark, 1917



Seubert, 1925

١٧ - ١ : ملخص للتجارب التي أدت إلى عزل واكتشاف الأوكسين (IAA) والتي بُنيت على أساس نشاطه في الانحناء الضوئي للعمود الريشة .

جزئياً في الجانب المضاء لغمد البادرات لا يمنع الانتحاء وبالتالي قدم الدليل على أن الحفز للإنتحاء يمر إلى أسفل في الجانب المظلم لغمد الريشة . وفي عام ١٩١٨ أزال باثل Paal (44) (أى طَوْشَ decapetated) قمة غمد الريشة ثم وضع القمة بطريقة جانبية غير مركزية ، وقد اكتشف أن غمد الريشة ينحني بعيداً عن الجانب الذى يحمل أعلاه القمة الغير مركزية الوضع حتى في الظلام . وقد أوضحت تجارب باثل بقوة أن المادة المنبعثة من القمة هى المسئولة عن الانحناء . وأخيراً أوضح سودنج (16) Söding أن المادة الآتية من القمة لا بد أن تكون هى المسئولة عن استطالة غمد الريشة . وقد وجد ستارك (1) Starke في دراساته أن العصير الذى جُمع من اغمد ريشة الشوفان يمكن أن ينتثر في مكعبات الآجار ، وعندما وضعت هذه البلوكات (المكعبات) في وضع جانبي غير مركزى على أغمد الريشة المنزوعة القمة « أى المطوشة القمة » الموضوع في الظلام فإن الانحناء يحدث . شكل ١٧ - ١ يوضح نتائج هذه التجارب .

والخطوات المنطقية التالية هى عزل تلك المادة من النبات وإثبات أنها تُنشط نمو النبات عند معاملته بها . هذه المهمة الصعبة قام بها عالم النبات الألماني وينت Went^(١) ، فقد وضع قمم الأغمد المقطوعة حديثاً^(٢) على بلوكات صغيرة من الآجار لفترة زمنية محسوبة ، ثم وضع هذه البلوكات بعد ذلك جانبياً على أغمد منزوعة القمة أى « مطوشة القمة decapitated » لمدة ساعتان في الظلام ، فأظهرت أغمد الريشة انحناءات مشابهة لتلك الانحناء للأغمد ذات القمم الموضوعية جانبياً . وعلى ذلك أمكنه التوصل إلى طريقة لتقدير كمية نشاط المادة في قمم أغمد الريشة - وبمعنى آخر فقد أوجد طريقة التقدير الحيوى للأوكسين A bioassay for auxin . فقد وجد وينت أن درجة الانحناء للغمد تتناسب طردياً في حدود معينة مع كمية المادة الفعالة في بلوكات الآجار . وبسبب استخدام نبات الشوفان في هذا الاختبار الحيوى لذلك فقد أصبحت تلك الطريقة تعرف باختبار انحناء غمد ريشة الشوفان Avena coleoptile curvature test .

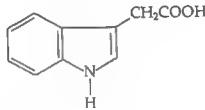
وباستخدام اختبار الشوفان للعديد من المواد فقد ظهر أن بول الإنسان human urine غنى في مواد النمو . عند البدء بثلاث وثلاثون جالوناً من بول الإنسان فقد قام كوجل وهاجين - سميت (35) Kögl and Haagen-Smit بسلسلة من خطوات التنقية . ونشاط

(١) ينطق اسم هذا العالم بالألمانية قنت.

(٢) عادة ما تكون طول القمة هذه ثلاث ملليمترات وهى المنطقة التى تنتج الأوكسين .

المواد لكل خطوة من خطوات التنقية قدرت باختبار انحناء غمد ريشة الشوفان . وبعد التقطير تحت تفريغ على فإن الخطوة النهائية أنتجت ٤٠ ملليجرام من البلورات لها نشاط وفعالية يعادل خمسون ألف مرة نشاط البول العادي . وقد أعطى الناتج النهائي اسم أوكسين أ auxin A (أو حمض أوكسينو ترايوليك auxentriolic acid) .

وباستخدام نفس طرق التنقية التي اتبعت مع بول الإنسان تقريباً فقد عزل كوجل وإركسليين و هاجين - سميت (32) Kögl, Erxleben and Haagen- Smit مادة نشطة فعالة أخرى من زيت جنين الذرة Corn germ oil . وقد وجدوا أن هذه المادة تشبه أوكسين أ من حيث التركيب والنشاط الفعال وقد أطلق عليها أوكسين ب auxin-B (حمض الأوكسينو لونييك auxenolonic acid) . وفي نفس العام ما زالت هناك مادة أخرى قد عزلت من بول الإنسان . فإعادة العزل على نطاق واسع من بول الإنسان باستخدام طريقة ادمصاص الفحم لإزالة المادة الفعالة النشطة فقد تمكن كوجل و هاجين - سميت وإركسليين (34) Kögl, Haagen- Smit, and Erxleben من عزل مادة الهيتيروأوكسين (heteroauxin) أو كما يُطلق عليه اليوم أندول - ٣ - حمض الخليك indole-3- acetic acid (IAA) . وهذا المركب ليس مركباً جديداً ولكنه أكتشف وعزل من التخمرات في عام ١٨٨٥ بواسطة سالكوفسكى وسالكوفسكى .



indole-3-acetic acid (IAA)

واليوم يوجد شك كامل في وجود أوكستين «أ» و أوكسين «ب» حيث أنه لم يعزل أحد على الإطلاق منذ عَزَلهما لأول مرة بواسطة كوجل وزملاؤه . وعلى النقيض من ذلك فقد تمكن العديد من الباحثين عزل أندول حمض الخليك في صورة بلورية من مصادر متعددة .

تمكن كوجل وكوسترمانز (35) Kögl and Kostermans من عزل IAA من عصير بلزمة الخميرة عام ١٩٣٤ . وتمكن ثيمان (60) Thimann بعدها بفترة قصيرة من عزل الـ

IAA من مزارع فطر العفن المعروف باسم^(١) (*Rizopus suinus*) . وفي عام ١٩٤٦ أعلن هاجين - سميث وزملاؤه وجود الـ IAA في النباتات الراقية (26) . واليوم فقد ثبت وجود الـ IAA في العديد من النباتات الراقية حيث يعتبر الأوكسين الأساسي في هذه النباتات . ومن الجدير بالذكر أن ننوه هنا إلى أنه لم يتم عزل الـ IAA من قمم غمد الريشة ، حيث أن إحدى التقديرات قد أوضحت أنه يلزم ٢٠٠٠٠ طن من قمم غمد الريشة لإنتاج جرام واحد من أندول حمض الخليك^(٢) وبالطبع فإن الأوكسينات فعالة جداً بكميات دقيقة للغاية . وأوكسين ونت Went's auxin من المحتمل أن يكون الـ IAA ، إلا أن الأجزاء النباتية تبدو أنها تحتوى على مركبات أخرى من المحتمل أنها مشتقات من الـ IAA والنشطة في الإستجابة للإنتحاء الضوئى .

ومن الجدير بالذكر أن نوضح هنا أن كوجل وهاجين - سميث وونت قد استخدموا اصطلاح أوكسين auxin (وهى مشتقة من اليونانية auxein والتي تعنى النمو) في دراساتهم التى شملت النمو والانتحاء الضوئى لغمد ريشة الشوفان *Avena coleoptiles* . وقد قدم ثيمان (59) Thimann التعريف التالى للأوكسين : « هو عبارة عن مادة عضوية وبتركيزات منخفضة تُحفز النمو على طول المحور عند إضافتها للمجموع الخضري للنبات والحالى بقدر الإمكان من منشطات النمو » . وللتمييز بين الأوكسينات والجبريلينات (وهى مجموعة أخرى من الهرمونات النباتية) فإن التعريف يشمل عادة فكرة أن الأوكسينات تختلف عن الجبريلينات في كون الأوكسينات تثبط استطالة الجذور عند تركيزات معينة ، كما توجد اختلافات أخرى سوف نذكرها فيما بعد .

الاختبارات الحيوية Bioassays

واحدة من أهم الاستخدامات الأساسية التى شملت الأبحاث المبكرة للتعرف على الأوكسينات وبالتالى الخصائص الهرمونية هو إيجاد اختبار غمد ريشة الشوفان أساساً ، أى إدراك الاختبارات الحيوية بصفة عامة . ويستخدم اصطلاح الإختبار الحيوى لوصف استخدام المادة الحية كاختبار لبيان تأثير المواد ذات النشاط الحيوى المعروفة

(١) أحد أنواع جنس الريزوباس وهو من/صف الفطريات الدنيئة الطحلبية الممرمة والتى يمكن أن تنمو على الخبز والرمل والجبن كما تصيب المحاصيل النباتية كتأثير ثانوى للإصابة الحشرية .

(٢) يستحيل بالطبع من الوجهة العملية إنتاج هذا الكم الهائل من قمم ضد الريشة أو استخدام مدييات هائلة الكم أيضاً لاستخلاص الأوكسين منها .

والمفترضة . فمن الواضح الآن عندما نتناول المواد الفعالة حيويًا مثل الهرمونات النباتية فلا بد لنا من طريقة لقياس نشاطها الحيوى . فى معظم الحالات ، لابد أن تكون المادة النباتية المستخدمة لقياس نشاط منظمات النمو مستجيبة بصفة خاصة لتلك المادة أو إلى مجموعة من المركبات المشابهة معها ، كما لابد أيضاً أن يكون هناك ارتباط وعلاقة بين مدى اتساع الاستجابة للمادة الحية وتركيز المادة الكيميائية .

والطرق الحيوية مبنية على أساس الاستطالة الخلوية ، إلا أنه توجد العديد من الاستجابيات المتعددة يمكن استخدامها فى الطرق الحيوية للأوكسينات . وبمجرد ذكر الإستجابيات الفسيولوجية التى ترجع إلى المركبات ذات النشاط الأوكسينى فإنه سوف تقوى فهمنا لهذه النقطة . وأخيراً فإننا سنخصص بالتفصيل بعض التأثيرات الفسيولوجية التالية التى تتأثر بالأوكسينات :

- ١ - استطالة خلايا السيقان والأوراق والجنود .
- ٢ - تكشف الخلايا والأعضاء .
- ٣ - تكوين ونشأة الأزهار واثنائها وعقد الثمار ونموها ونمو الجنين .
- ٤ - تساقط الأوراق والأزهار والثمار .
- ٥ - اتجاه النمو (انحاء السيقان أو الجنود) .
- ٦ - تكوين الثمار اللابذرية Parthenocarpy فى بعض النباتات .
- ٧ - السيادة القمية Apical dominance .
- ٨ - استطالة وانقسام خلايا كالوس مزارع الأنسجة Callus tissue cultures .

وعلى الرغم من أن العديد من الإختبارات الحيوية التى تُظهر نشاط مختلف الهرمونات النباتية قد بُنيت على أساس اختلاف الاستجابيات الفسيولوجية (مثلاً الأوكسين . واستطالة الخلايا ، والسيتوكينينات وانقسام الخلايا - وهكذا) إلا أن جميع الطرق الحيوية لا بد لها من احتياجات وإحتياجات معينة خاصة ومتشابهة لكى تكون ذات فعالية ودقة فى القياس . لا بد أن تتضمن الطريقة الحية المرضية والمفيدة الخصائص التالية (١) التخصص (٢) الحساسية (٣) سهولة قياس ما يمكن الكشف عنه وذات استجابة سريعة نسبياً (٤) سهولة الإجراء والتحكم فيها (٥) خلو العينة النباتية من المادة المختبرة أو المواد التى تمت بصله لها ، وأى باحث مهتم بالهرمونات النباتية يعى

هذه الخصائص جيداً ، وسوف تكون هذه الخصائص أكثر وضوحاً عندما نتناول بالشرح بعض هذه الخصائص في هذا الفصل والفصول التالية .

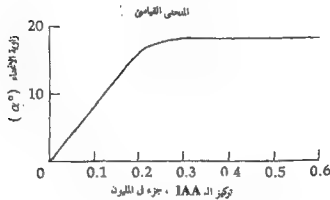
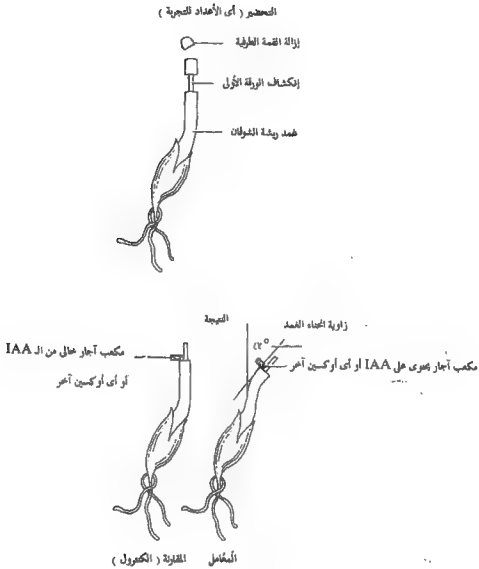
وبالرغم من أن العديد من طرق التقدير الحيوى للنشاط الأوكسينى قد أخترعت منذ اكتشاف الأوكسينات إلا أن القليل منها ذو استخدام عام اليوم . وسوف نشرح باختصار أربع من طرق التقدير الحيوى التى تطبق فى دراسة الأوكسينات وهى : اختبار إحناء غمد ريشة الشوفان *Avena coleptile curvature test* ، واختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان *Avena Coleoptile section test* ، واختبار انحناء ساق البسلة المشقوق *Split pea stem curvature test* ، واختبار تثبيط جذر نبات حب الرشاد^(١) *Cress root inhibition test* .

اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان *Avena Coleoptile Curvature Test*

طريقة اختبار انحناء غمد ريش الشوفان التى أظهرها وينت (65) Went هى الاختبار الحيوى الأول والأفضل الذى قاد إلى عزل ووصف خصائص الأوكسين (IAA) ومشتقاته (أنظر شكل ١٧ - ٢) . بسبب حساسية ودقة هذه الطريقة التى يعول عليها فإن الباحثين ما زالوا يستخدمون هذه الطريقة الحيوية بكثافة حتى اليوم وحتى بعد مرور ما يقترب من خمسين عاماً على اكتشافها .

يعتمد قياس نشاط الأوكسين باستخدام اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان على دقة الانتقال القطبى السريع (أى من القمة المورفولوجية إلى القاعدة المورفولوجية لمحور النبات) للأوكسين فى غمد ريشة الشوفان ، وبسبب هذه الخاصية (قطبية الانتقال) فإن الأوكسين يضاف أعلى قمة جانب واحد لغمد ريشة منزوعة القمة حيث ينتشر إلى أسفل فى هذا الجانب بسرعة ، وحيث أن الأوكسين لا ينتشر جانبياً بأى حال من الأحوال ، لذلك فيحدث اختلاف فى النمو بين جانبي غمد الريشة نتيجة لانتقال الأوكسين إلى أسفل فقط فى جانب واحد من هذا الغمد لذلك فيتسبب فى انحناء هذا الغمد الذى يتناسب فى حدود معينة مع كمية الأوكسين المضافة .

(١) يتبع هذا النبات العائلة الصليبية واسمه العلمى (*Lepidium sativa*) وقد يعرف فى مصر باسم حب الرشاد أو الكريس فى بعض الدول العربية أو الحارة فى البعض الآخر وهو نبات منزرع من البهاتات الاقتصادية فى أوروبا وأمريكا وتستخدم بادراته بصفة خاصة فى السلاطة. كلمة *Lepidium* يونانية تعنى ذو الحرفشه الصغيره نسبة إلى القرون - أما كلمة *sativa* فهى تعنى المنزوع .



شكل ١٧ - ٢ : اختبار انحناء عمود ريشة الشوفان .

وخطوات اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان كما يأتي :

١ - إنبات بذور الشوفان وإثاء بادراتها في الظلام ، حيث يوجد إضعاف وتقليل في حساسية غمد الريشة للأوكسين عند تعرضها للضوء الأزرق ، والإستطالة المناسبة للسلامية الأولى ربما تقل وتنقص بتعريض البادرة . بعد الإنبات بيومين إلى ٢ إلى ٤ ساعات للضوء الأحمر .

٢ - يزال ١ مم^(١) من القمة الطرفية لغمد الريشة بعد وصول البادرات إلى طول يتراوح ما بين ١٥ إلى ٣٠ مم ، وبالتالي إزالة المصدر الطبيعي للأوكسين .

٣ - الإزالة الثانية لإثنين إلى ثلاثة ملليمترات^(١) ضرورية بعد مدة ثلاث ساعات من الإزالة الأولى وذلك لإزالة الأنسجة التي تتجدد وتنتج الأوكسين .

٤ - الورقة الأولية الأولى والتي تظهر بعد الإزالة الثانية تجذب برفق شديد وهذه الورقة لا بد أن تظهر ممتدة لقليل من الملليمترات خارجياً من غمد الريشة حيث تعمل كدعامة عمودية للمكعبات (لبلوكات) الآجار التي توضع على غمد الريشة .

٥ - يوضع مكعب الآجار المحتوي على الأوكسين على جانب واحد في النهاية المقطوعة لغمد الريشة ، وسوف ينتقل الأوكسين إلى أسفل في جانب غمد الريشة الذي يحمل فوقه مكعب الآجار المحتوي على الأوكسين .

٦ - بعد تسعين دقيقة من الخطوة السابقة يعرض ظل البادرات إلى شريط من ورق البروميد^(٢) bromide paper ثم يصور وبالتالي يعطى للباحث تسجيل دائم للنتيجة .

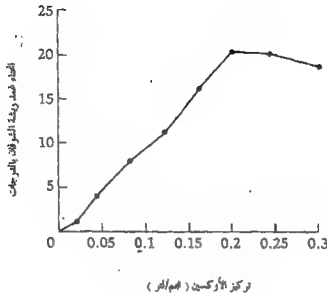
٧ - يقاس الانحناء^(٣) ويسجل بواسطة قياس الزاوية المحصورة بين الخط العمودي المرسوم والخط المرسوم والموازي للجزء المنحني من الغمد .

توجد علاقة خطية مستقيمة بين التركيز وكمية الانحناء من خلال مدى مجال معين لتركيزات الـ IAA . كما هو واضح في شكل ١٧ - ٣ ، ومجال هذا المدى للـ IAA يصل إلى الذروة المثلى optimum peak عند حوالي ٢,٥ ملليجرام/ لتر .

(١) يستخدم لذلك ميكروتوم خاص بسيط التركيب يحوى على شفرات حلقة عادية .

(٢) تم هذه العملية عادة بوضع البادرات على شريط فيلم حساس ثم يضاء فوقها بالضوء الأبيض لفترة زمنية بسيطة جداً فيسجل على ورق التصوير بعد تحميضها ظل البادرة .

(٣) قياس الانحناء يكون على ورق التصوير الذى سجل زاوية الانحناء في الخطوة السابقة ويمكن تكبير صورة ظل البادرة بمكبر التصوير العادي ورسم خطوط الزوايا المراد قياسها وبالطبع بدون تغيير في الزوايا ، كما توجد أجهزة خاصة لقياس هذه الزوايا مباشرة ذات دقة فائقة .



شكل ١٧ - ٣ : إستجابة غمد ريشة الشوفان للزيادة في تركيز الـ IAA .

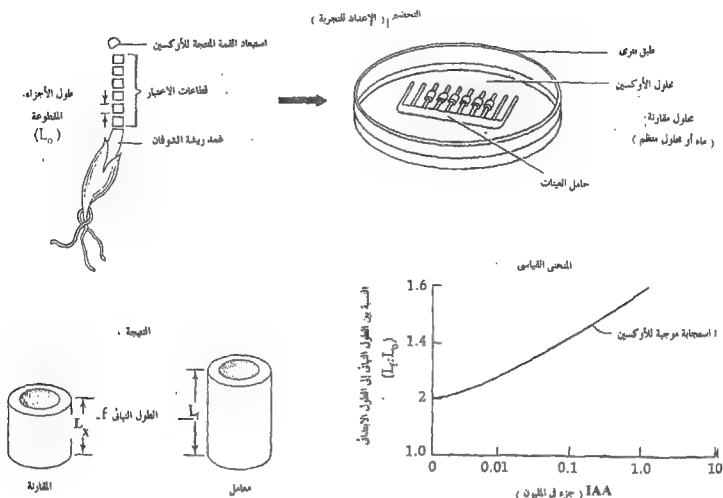
عن : From F.W. Went and K.V.Thimann 1937. *Phytohormones*, New York: Macmillan.

اختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان^(١) Avena Coleoptile Sections Test

هذا الاختبار مبني على أساس قابلية الأوكسين في استحثاث استطالة الخلية (أنظر شكل ١٧ - ٤) ، ولا يُبنى هذا الاختبار على خاصية انتقال الأوكسين وبالتالي لا يوجد اختلاف في معدل النمو لجانب دون الآخر الذي ينشأ عن الأوكسين كما هو الحال في طريقة انحناء ريشة الشوفان .

أول من استخدم طريقة قطاعات غمد ريشة الشوفان هو بونر (7) Bonner في عام ١٩٣٣ ، ومنذ هذا التاريخ فقد شاع استخدام هذه الطريقة الحيوية على نطاق واسع

(١) قد يعرف هذا الاختبار أحياناً باختبار النمو المستقيم لقطاعات غمد ريشة الشوفان Straight growth of



شكل ١٧ - ٤ : اختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان . L_0 = طول القطاعات الطازجة المقطوعة (original)
 L_x = طول القطاع غير المعامل بعد تعويمه في الماء طول فترة الاختبار ، L_f = طول القطاع المعامل
 بعد تعويمه في محلول الاختبار لفترة الاختبار .

Redrawn from L.J. Audus 1959. Plant Growth Substances. New York: Interscience Publishers.

نظراً لبساطتها ويسرية تطبيقها ، وطريقة القطاعات هذه تقيس وتقدر تأثير منظمات النمو على مدى أوسع من التركيزات بخلاف الحال الموجود في اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان وبالإضافة إلى ذلك فإن طريقة القطاعات هذه لا تصطدم بعقبات إنتقال منظمات النمو كما هو الحال في طريقة الإنحناء ، حيث أن بعض منظمات النمو لا تنتقل في الحال كما هو حادث في أندول حمض الخليك (IAA) ، وبالتالي لا يمكن استخدام طريقة انحناء غمد ريشة الشوفان لمثل منظمات النمو هذه^(١) . إلا أن طريقة انحناء غمد ريشة الشوفان أكثر حساسية للتركيزات المنخفضة للأوكسين عن تلك التي توجد في اختبار

(١) بمعنى أدق فإن طريقة انحناء غمد ريشة الشوفان هي أنسب الطرق لتقدير الـ IAA فقط .

قطاعات غمد ريشة الشوفان وبالتالي فإن طريقة الانحناء أفضل في هذا الشأن خاصة في المستخلصات النباتية حيث توجد كميات قليلة جداً من الأوكسين ، ولإدراك وجود الأوكسين في هذه الحالات لابد من استخدام اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان .

وخطوات إجراء اختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان كالآتي :

١ - تبت حبوب (ثمرة برة caryopsis) الشوفان لسلالة نقية (على سبيل المثال صنف فيكتورى Victory) وإثاؤها في الظلام عند ٢٥° م ورطوبة نسبية حوالى ٨٥٪ ، ولا يسمح إلا بإضاءة حمراء ضعيفة في غرفة النمو .

٢ - وعندما يصل طول غمد الريشة إلى حوالى ٢٥ إلى ٣٠ مم ، فتجمع البادرات ثم تزال القمة الطرفية لمسافة ٤ مم ثم يُقطع باقى غمد الريشة إلى قطاعات طول كل منها من ٣ إلى ٥ مم .

٣ - جميع القطاعات تغمس في ماء مقطر لمدة لا تقل عن ساعة ثم توزع عشوائياً إلى أطباق بترى تحتوى على ٢٠ سم^٢ من محلول الاختبار .

٤ - وبعد تخفيضها لفترات ١٢ أو ٢٤ أو ٤٨ ساعة على درجة ٢٥° م فإن القطاعات تقاس باستخدام ميكروسكوب تشريح مزود بمنظار ذو تدريج دقيق خاص^(١) لو أن معدل النمو مناسب فإن ١٢ ساعة من التحضين كافية ، ولو أن النمو غير مناسب فيمكن أن تطول فترة التحضين إلى ٢٤ أو ٤٨ ساعة .

وجد أن استجابة قطاعات غمد ريشة الشوفان في هذا الاختبار تتناسب مباشرة إلى لوغاريم تركيز منظم النمو المستخدم (أنظر علامة المنحنى مع الجرعات في شكل ١٧ - ٤) . هذه العلاقة عكس اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان والتي فيها تتناسب الاستجابة للنمو مباشرة مع كمية الأوكسين المستخدم . وعلى ذلك فإن طريقة الانحناء أكثر حساسية ولكنها ترتبط بمدى تركيزات منخفضة .

اختبار انحناء ساق البسلة المنشقة Split Pea Stem Curvature Test

أول من وصف اختبار انحناء الساق المنشقة للبسلة هو وينت (67) Went في عام

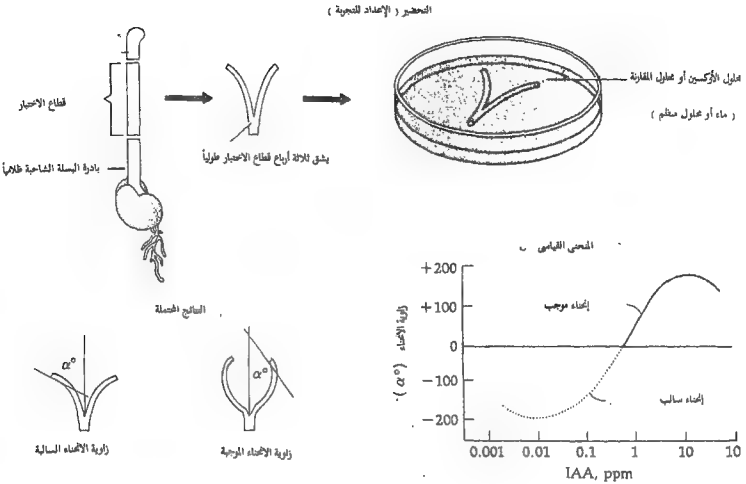
(١) يمكن أن يستخدم هنا طريقة تسجيل النتائج باستخدام ورق التصوير الحساس لظل القطاعات كما هو الحال في تسجيل نتائج اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان .

١٩٣٤ وهذه الطريقة تعتمد على اختلاف الإستجابة للنمو كما هو الحال في اختبار إنحناء غمد ريشة الشوفان . يؤخذ قطاع من ساق بادرة البسلة لسلالة نقية (على سبيل المثال صنف آلاسكا Alaska) ويشق طولياً ثم يعوم في محلول الإختبار . في بادى الأمر يحدث إنحناء سالب (أى إنحناء إلى الخارج) وذلك بسبب امتصاص خلايا القشرة الداخلية على السطح المقطوع للماء . وتستجيب خلايا البشرة للأوكسين حيث تستطيل الخلايا في الطول ولا يحدث زيادة في عرضها ، أما خلايا القشرة فإنها تستجيب للأوكسين حيث تنمو (تستطيل) عرضياً عن كونها تنمو (تستطيل) في الطول . وبالتالي بعد فترة التحضين ومع التركيز الفسيولوجى للأوكسين فينتج الإنحناء الموجب . ومع مدى معين فإن استجابة الأصناف المنشقة من الساق تتناسب تقريباً مع لوغاريتم تركيز الأوكسين المستخدم .

وخطوات إختبار انحناء الساق المنشقة للبسلة كما يأتى :

- ١ - تنبت بذور البسلة وتنمو بادراتها في الظلام لمدة ثمانية أيام . تعرض البادرات لمدة ثلاث ساعات للضوء الأحمر يومياً لزيادة حساسيتها للأوكسين .
- ٢ - ثم تُجمع السيقان وتزال قممها ثم يُزال قطاع طوله حوالى ١ سم طولاً بين السلامة الثانية والثالثة وهو المستخدم في الاختبار .
- ٣ - ثم يغمس القطاع في ماء مقطر لمدة ساعة لإزالة أى أوكسين طبيعى يمكن أن يوجد في قطاع الساق .
- ٤ - ثم يشق القطاع طولياً وبعمق ٧ سم ثم يوضع في طبق بترى محتوى على ٢٥ سم^٣ محلول الأوكسين ، وعادة ما يوضع من خمس إلى ست قطاعات في الطبق البترى في الطرق العادية .
- ٥ - بعد فترة التحضين التى تتراوح في حدود ست ساعات يسجل إنحناء قمة الساق المنشقة .

وكما هو الحال في اختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان فإن انتقال الأوكسين لا يشترك في اختبار إنحناء ساق البسلة المنشقة ، وبالتالي فمنظمات النمو التى لا تنتقل بسهولة فى الأنسجة النباتية يمكن قياسها بطريقة إنحناء ساق البسلة المنشقة .



شكل ١٧ - ٥ : اختبار قطاعات ساق البصلة المنقطة .

Redrawn from L.J. Audus. 1959. Plant Growth Substances. New York: Interscience Publishers.

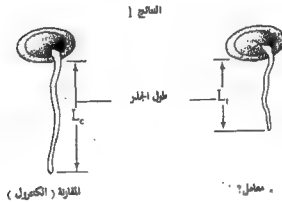
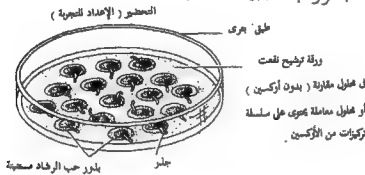
اختبار تثبيط جذر حب الرشاد Cress Root Inhibition Test

تعتبر الجذور أكثر حساسية للأوكسين عن الساق ، وفي الحقيقة فإن الجذور تثبط بتركيزات الأوكسين والتي في العادة تشجع نمو الساق . إلا أنه عند التركيزات المنخفضة جداً من الأوكسين ربما يمكن استمالة نمو الجذر . وعلى ذلك فإن قيمة اختبار تثبيط جذر حب الرشاد (أنظر شكل ١٧ - ٦) يكمن في أن التركيزات المنخفضة للغاية من الأوكسين ، كتلك التي توجد في المستخلصات النباتية يمكن قياسها .

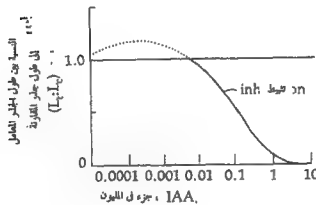
وخطوات اختبار تثبيط جذر حب الرشاد كمايلي :

١ - تعقم البذور ثم تثبت على ورقة ترشيح مبللة بالماء .

- ٢ - وعندما يصل طول الجنور إلى الطول المناسب توضع في أطباق بترى محتوية على ١٥ سم^٣ من محلول الاختبار .
- ٣ - يقاس نمو الجنور بعد ٤٨ ساعة .



المحلول القياسي



شكل ١٧ - ٦ : إختبار تثبيط جذر حبي الرخاد L_c = طول جذر بادرة المقارنة في نهاية فترة الإختبار ،
 L_1 = طول جذر البادرة المعاملة في نهاية فترة الإختبار .

يوجد العديد من طرق التقدير الحيوى الأخرى بعضها ذا استخدام خاص ومعين أما البعض الآن فهو ذات تطبيق عام ، إلا أن طرق التقدير الحيوى التى ذكرت هنا هى أكثرها استخداماً بصفة عامة . ومن الطرق الأربع التى ذكرت فإن اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان أفضلها للتقديرات الكمية إلا أنها تختص بالمركبات التى تنتقل بسرعة بطريقة قطبية . أما فيما يختص باختبارات قطاعات غمد ريشة الشوفان وقطاعات ساق البسلة المنشقة فإنها تصلح تحت ظروف مدى واسع من التركيزات ، إلا أنهما لا يستخدمان للتقديرات الكمية للتركيزات المنخفضة من الأوكسين كذلك التى توجد فى المستخلصات النباتية . أما اختبار تثبيط جذر حب الرشاد فهو أكثر حساسية عن اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان حيث أنه يمكن أن يبين التركيزات المنخفضة جداً وللغاية من الـ IAA . إلا أن الاختلافات البسيطة فى تركيزات الأوكسين لا يمكن إدراكها باختبار تثبيط الجذر حيث أن استجابتها ذات نسبية تقريبية للوغاريتم تركيز الأوكسين .

تعريفات Definitions

يوجد منذ اكتشاف وتحديد الخواص الكيميائية للأوكسين كميات واسعة جداً من الأبحاث فى حقل منظمات النمو النباتية . وهذا الكم الحائل من الأبحاث أوجدت عدداً من المركبات التركيب صناعية Synthetic بجانب المركبات الطبيعية natural compounds والمشابهة لأندول حمض الخليك (IAA) فى نشاطها الفسيولوجى . دعنا الآن نتناول بعض الاصطلاحات المرتبطة بمنظمات النمو فى النباتات . فى معظم الحالات تتشابه المركبات الصناعية مع الأوكسين الطبيعى . وأيضاً يوجد العديد من المركبات المكتشفة التى تمنع تأثير منظمات النمو . وبسبب عدد المركبات النشطة حيويّاً المنتجة والتداخل فى الاصطلاحات التى يمكن أن تنشأ عنها ، فقد أدى ذلك إلى أن عُهد إلى الجمعية الأمريكية للفسيولوجيين النباتيين American Society of Plant Physiologists أن تقترح التعريفات التالية (63) :

١ - منظمات النبات Plant regulators - هى مركبات عضوية غير المغذيات والتى بكميات صغيرة تشجع promote ، أو تثبط inhibit ، أو بمعنى آخر تحول modify العمليات الفسيولوجية فى النبات .

٢ - الهرمونات النباتية, plant hormones, or phytohormones - هي منظمات تنتجها النباتات ، والتي بكميات صغيرة تنظم العمليات الفسيولوجية النباتية . وتتحرك الهرمونات عادة خلال النبات من أماكن إنتاجها إلى أماكن عملها .

٣ - منظمات النمو Growth regulators - أو مواد النمو growth substances - هي منظمات تؤثر على النمو .

٤ - هرمونات النمو growth hormones - هي تلك الهرمونات التي تنظم النمو .

٥ - منظمات التزهير Flowering regulators - هي منظمات تؤثر على الإزهار .

٦ - هرمونات التزهير Flowering hormones - هي الهرمونات التي تبدأ في إنشاء مُنشِئات الأزهار أو تشجع إثمارتها .

٧ - الأوكسين Auxin - هو تعبير عام للمركبات التي تتميز بقدرتها في استحداث استطالة خلايا المجموع الخضرى . والأوكسينات تشابه أندول - ٣ - حمض الخليك في الفعل الفسيولوجى . وربما لها تأثير بجانب الاستطالة وهذا حقيقى فعلاً ، إلا أن الاستطالة تعتبر الحد الفاصل والأساسى . وهى أحماض بصفة عامة لها أنوية حلقة غير مشبعة unsaturated cyclic nucleus أو مشتقات من هذه الأحماض .

٨ - مَوَلدات الأوكسين Auxin precursors - هي مركبات يمكن أن تتحول داخل النبات إلى الأوكسينات .

٩ - مضادات الأوكسينات Antiauxins - هي مركبات تثبط فعل الأوكسينات .

الأوكسينات الصناعية Synthetic Auxins

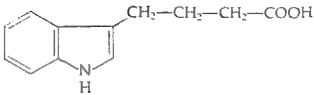
بمجرد اكتشاف النشاط الأوكسينى وعزل وتحديد صفات أندول حمض الخليك (IAA) فقد بدأ العلماء بأبحاث مكثفة على مركبات كيميائية مشابهة للـ IAA ولها نشاط أوكسينى . فقد أوجدت هذه البحوث مركبات عديدة جداً خلاف مشتقات الأندول ، مثل أندول - ٣ - حمض البيوتريك (73) indole-3- butyric acid ، وأندول - ٣ - حمض البروبيونيك indole - 3 - propionic acid والتي أظهرت نشاط فسيولوجى مشابه للـ IAA . وقد خلق العلماء مركبات أخرى مشابهة في نشاطها (ولذلك فقد سميت بالأوكسينات) ولكنها ليست مشابهة في التركيب الكيميائى للـ IAA . ومن بين

هذه المركبات الأكثر شهرة في نشاطها هي الفا وبيتا نفتالين حمض الخليك α -and- β -naphthoxyacetic acid ، والفانثوكسي حمض الخليك α -naphthoxyacetic acid (30) ، وفينوكسي حمض الخليك Phenoxyacetic acid (72) ومشتقاتها (مثلاً أحماض كلوروفينوكسي Chlorophenoxy acids) وأحماض البنزويك benzoic acids وحمض البكولينيك Picolinic acid (أنظر شكل ١٧ - ٧) . والعديد من هذه المركبات مبيدات حشائش (مبيدات عشبية) herbicides والتي تستخدم بنجاح في الزراعة الحديثة . وفي معظم الحالات فإن المركبات ذات النشاط الأوكسيني تحت التركيزات المنخفضة تصبح سامة نباتياً Phytotoxic تحت التركيزات المرتفعة نسبياً . وأول مبيدات الحشائش الإختيارية (القيادة (الانتقائية) selective herbicides) المكتشفة والمستخدمه على نطاق واسع هي ٤,٢ ثنائي كلوروفينوكسي حمض الخليك 2,4-Dichlorophenoxyacetic acid ومشتقاته . هذه المركبات ذات فعالية أوكسينية عالية جداً .

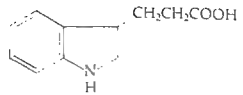
لم يكن قبل اكتشاف زيرمان وهيتشكوك (72) Zimmerman and Hitchcock للنشاط الأوكسيني لفينوكسي حمض الخليك فقد بدأت سلسلة من الأبحاث عن تأثير إحلل المجموعات المختلفة في الحلقة أو السلسلة الجانبية في الأوكسين وفعل الإبادة العشبية الذي قدر حق تقدير بحق . فقد وجد أن طبيعة مجموعات الإحلل ومكان الإحلل لها تأثير على نشاط المركب . ويمكننا أن نجد مثلاً جيداً لإحلل ذرة الكلورين في أوضاع مختلفة على حلقة الفينيل لفينوكسي حمض الخليك (أنظر شكل ١٧ - ٨) .

وبسبب الخاصية الإختيارية للقيادة للعشبية فإن أحماض الفينوكسي حمض الخليك خاصة 2,4-D ، ٢ ، ٤ ، ٥ - ثلاثي كلوروفينوكسي حمض الخليك (2,4,5-T) 2,4,5-Trichlorophenoxyacetic acid قد استخدمت على نطاق تجارى واسع في الثلاثين عاماً المنصرمة . وقد تطورت بسبب احتمال فائدتها في الحرب الكيميائية . وفي الحقيقة فقد استخدمت خلال أوائل الستينات كمسقطات للأوراق defoliants . وهي ثابتة جداً ولا تخضع إلى التحلل في النباتات بواسطة نظام إنزيم أكسدة الـ IAA-oxidase (enzyme system) والذي عادة ما يسبب تحلل الـ IAA) . وبالتالي فإن فينوكسي أحماض الخليك لها تأثير نقاد على النباتات ذات الأوراق العريضة للزوات الفلقتين عند تركيزات منخفضة نسبياً . وبالرغم من أن صور مركباتها تحتوي على الأحماض الحرة ، إلا أن الأملاح وأملاح الأمين هي أكثرها شيوعاً في التحضيرات الفعالة (لـ 2,4,5-T)

Indoles

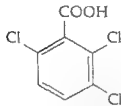


indole-3-butyric acid

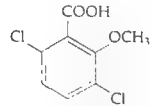


indole-3-propionic acid

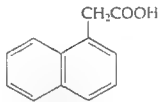
Benzoic acids



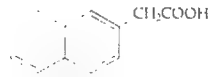
2,3,6-trichlorobenzoic acid

2-methoxy-3,6-dichlorobenzoic acid
(dicamba)

Naphthalene acids

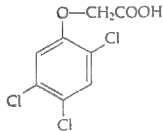
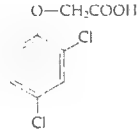


α-naphthalene acetic acid



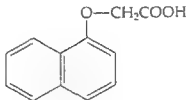
β-naphthalene acetic acid

Chlorophenoxy acids

2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid
(2,4,5-T)

2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D)

Naphthoxy acid



α-naphthoxyacetic acid

Picolinic acid

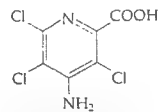
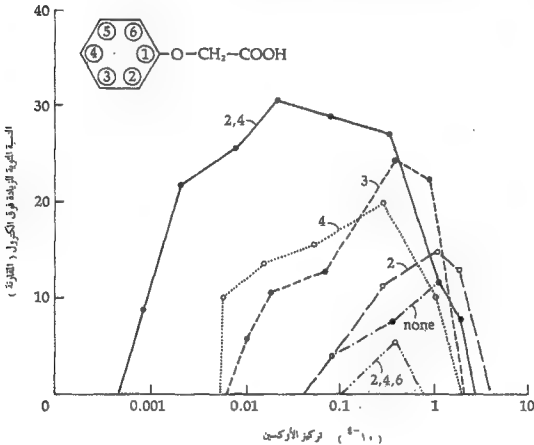
4-amino-3,5,6-trichloropicolinic acid
(tordon or picloram)

Figure 17-7. Types of synthetic auxins.

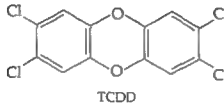
حيث تتضمن عدداً من الاسترات (esters) . على سبيل المثال "agent orange" الذي استخدم في الحرب الفيتنامية كمُسَقِّط للأوراق ما هو إلا خليط فعال للحمض الحر من 2,4-D وإسترات البيوتيل لد 2,4,5-T (2,4,5-T) . إلا أن التفاعلات المستخدمة في تخليق الـ 2,4,5-T والفينولات الكلورينية الأخرى قد عُرفت كمصادر محتملة لمركبات ثانوية عديدة مثل الكلورودي أو كسينات والضارة للإنسان والحيوانات الأخرى . ومن المركبات الجانبية الثانوية على وجه الخصوص 2,3,7,8- tetrachlorodibenzo- para-dioxin (TCDD) وهي أكثر المواد المعروفة سمية .



شكل ١٧ - أ : تأثير التركيزات المختلفة من مركبات الفينوكسي الكلورينية لحمض الخليك على إختبار قطاعات الشوفان . والأرقام المسجلة على المنحنيات تمثل وضع الكلورين المُستبدل على حلقة الفينيل
عن : From R.M. Muir et al 1949, Plant Physiol. 24:359.

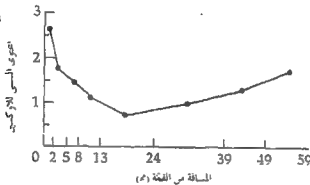
(١) هذا الاسم يعنى عرياًء عامل البرتقال ، وهو إسم مستعار للمواد الفعالة التي ذكرت والمبيدات العشبية بصفة عامة هي إحدى أنواع الحرب الكيميائية التي تقضى على الزرع .

ومن المحتمل وجود مثل هذه المركبات في تحضيرات فينوكسي حمض الخليك ولذلك أهميته العظمى^(١). ولقد لخص موور (41) Moore تقييم وتنظيم الـ 2,4,-D و 2,4,5 T .



توزيع الأوكسين في النبات Distribution of Auxin in the Plant

توجد أعلى تركيزات الأوكسين في القمة النامية للنبات ، وهذا يعني أن أعلى التركيزات توجد في قمة غمد الريشة ، وفي البراعم وفي القمم النامية للسيقان والأوراق الحديثة النامية والجذور . كما وجد أيضاً أن الأوكسين ينتشر ويتوزع باتساع خلال النبات وبدون شك من خلال انتقاله من المناطق المرستيمية كما هو مبين بواسطة ثيمان



شكل ١٧ - ٩ : توزيع الأوكسين في بادرات الشوفان المشاحة ظاهرياً *etulated Avena seedlings*

From K.V. Thimann, 1934, J.Gen. Physiol. 18:23. Redrawn from A.C. Leopold, 1955, Auxins and Plant Growth. Los Angeles: University of California Press.

(١) وعلى ضوء ذلك فقد بطل استخدام مثل هذه المبيدات العشبية في المزارع الأوروبية والأمريكية نظراً لوجود مركبات ثانوية عديدة سامة جداً للإنسان والحيوان في مثل هذه المبيدات العشبية كشوائب .

(59) Thimann . وفي تقديره لحتوى الأوكسين فى المناطق المختلفة لبادرة الشوفان (أنظر شكل ١٧ - ٩) فإن تركيز الأوكسين يتناقص باستمرار من القمة إلى قاعدة غمد الريشة كلما ابتعدنا عن القمة فى اتجاه القاعدة ، وأعلى محتوى يوجد فى القمة وأقل كمية توجد عند القاعدة ، ثم تستمر من قاعدة غمد الريشة على طول الجذر ، فقد وجدنا زيادة مطردة من المحتوى الأوكسينى حتى تصل إلى ذروتها عند قمة الجذر . وتركيز الأوكسين التى توجد عند قمة الجذر بالرغم من ذلك تقترب من التركيز الموجود فى قمة غمد الريشة . ومنذ الأبحاث المبكرة لثيمان فقد أجريت عديد من الدراسات على توزيع الأوكسين (64, 61) قد أثبتت وجود انتشار الأوكسين الواسع فى النبات .

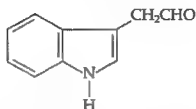
الأوكسين الحر ونقيضه المرتبط Free Versus Bound Auxin

يوجد نوعات عامان من الأوكسينات فى النباتات ، الحرة والمرتبطة . تتضمن الأوكسينات الحرة تلك الأوكسينات القابلة للإنتشار ، والتى تتحرك خارجة من النسيج فى الحال (على سبيل المثال الأوكسينات التى تنتشر خارجة من قمة غمد الريشة إلى الآجار) ، وتلك الأوكسينات التى يمكن استخلاصها فى المذيبات المختلفة (على سبيل المثال داي إيثيل إيثر (diethyl ether) عند درجة صفر إلى ٥ م °) . وعلى النقيض ، الأوكسينات المرتبطة هى تلك الأوكسينات التى تتحرر (تنطلق) من الأنسجة النباتية بعد تعرضها إما للتحلل المائى hydrolysis أو بالتحلل الذاتى autolysis أو التحلل الإنزيمى enzymolysis . على سبيل المثال تسخين أوراق السبانخ فى محلول قلووى ضعيف أو معاملة بالإنزيمات المحللة مائياً للبروتين (حيث يمكن أن يربط الأوكسين) تعطى كمية أكبر من الأوكسين عن تلك التى توجد فقط بالاستخلاص المباشر عند اتباع الطريقة العادية .

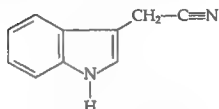
المركبات الأندولية الحرة خلاف الـ (IAA)

Free Indole Compounds Other Than IAA.

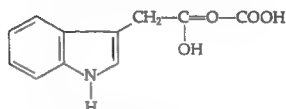
أكثر المركبات الأندولية الحرة السائدة خلاف الـ IAA التى توجد فى مختلف النباتات هى أندول - ٣ - أسيتالدهيد Indole-3- acetaldehyde وأندول - ٣ - حمض البيروفيك Indole-3- pyruvic acid ، وأندول - ٣ - أسيتونيتريل Indole-3- acetonitrile ، وأندول - ٣ - إيثانول Indole-3- ethanol ، والتركيب الكيميائى لهذه المركبات موضح فيما يلى :



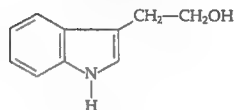
indole-3-acetaldehyde (IAALD)



indole-3-acetonitrile (IAN)



indole-3-pyruvic acid



indole-3-ethanol

وبالرغم من أن الباحثين قد عزلوا جميع هذه المركبات من النبات ، إلا أن معظم الدراسات تؤكد فكرة أن جميعها تتحول إلى IAA وجميعها غير ذى نشاط حيوى . على سبيل المثال إنزيم الدهيد دى هيدروجينيز aldehyde dehydrogenase هذا الإنزيم الذى يحفز تحول IAALD إلى IAA نشط فى الأنسجة والتي وجد فيها الباحثون IAALD . وبالمثل فقد وجد IAN فى كلاً من العائلة الصليبية والعائلة النجيلية والتي يصاحبه فيها إنزيم نيتريلاز nitrilase والذى يشترك فى تحويل الـ IAN إلى IAA ، وبالتالي فإن هذه الحالات المتماثلة فى مدى من النباتات يدل على أن الـ IAA هو الأوكسين الحر النشط الأعظم فى النباتات ، وفوق ذلك فإن الصور الحرة للأوكسين تستخدم بواسطة النبات فى عمليات النمو . بعض

الأوكسينات الصناعية (كيمائيات لا توجد طبيعياً) النشطة ظاهرياً على ما يبدو تظل على الأقل جزئياً حرة عندما تمتص بواسطة النباتات . وربما مع ذلك تصبح مرتبطة أو تصبح غير سامة^(١) .

الأوكسينات المرتبطة Bound Auxins

بعض الأوكسينات ترتبط مع مركبات الخلية والتي لا تسمح بسهولة استخلاص الأوكسين . والأوكسينات المرتبطة تمثل صور احتياطية أو مخزونة أو صور غير سامة . والمنتجات غير السامة غير نشطة بالتالي . وهي عادة ما تتكون من الـ IAA الزائد أو من المستويات العالية من الأوكسينات الصناعية والتي ربما تضاف إلى الأنسجة النباتية . واسترات جلوكوسيل الأوكسين Auxin glucosyl esters السائدة في البذور هي من الأمثلة الأولية للأوكسينات المرتبطة الغير نشطة وحتى يتم انطلاق الـ IAA بالإنزيمات .

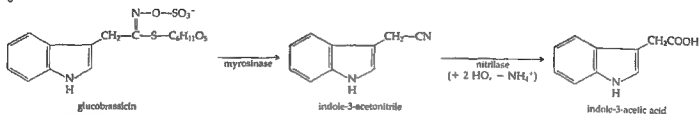
معقدات « الأوكسين - حمض أميني auxin- amino acid » أو معقداته البروتينية والأسكروجين ascorbigen والجلوكوبراسيسين glucobrassicin والتي وجدت في نباتات العائلة الصليبية cruciferae (العائلة الخردلية^(٢) Brassicaceae) ربما تكون منتجات موقوفة السمية (لا سمية لها^(٣) detoxification) . وبالمثل بعض الأوكسينات الصناعية ربما ترتبط كمعقدات مع الأحماض الأمينية (والشائع الارتباط مع حمض الأسبريك والجلوتاميك) وإسترات الجلوكوسيل . وأكثر السكريات الشائعة ارتباطاً تتضمن الجلوكوز والأراينوز وأيضاً الإينوزيتول inositol وكحولات سكرية أخرى ربما تكون معقدات مع مختلف الأوكسينات (أنظر شكل ١٧ - ١٠) .

(١) السمية هنا نسبية حيث تستخدم كمبيدات عُشبية .

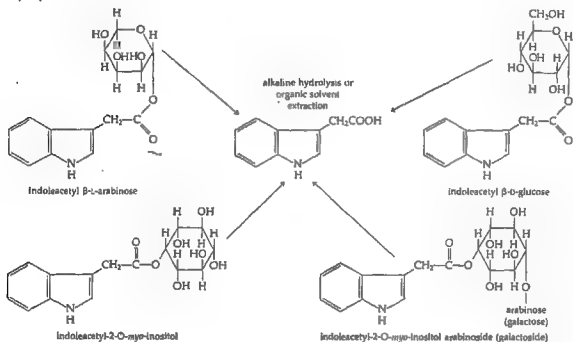
(٢) تم تغيير اسم العائلة الصليبية حالياً إلى العائلة الخردلية ضمن تغيير بعض أسماء العائلات النباتية التي لا ينتمي اسمها إلى أشهر جنس فيها ، وأشهر أجناس العائلة الصليبية القديمة التسمية هو جنس (Brassica) أى جنس الخردل لذلك فتمشياً مع تغيير هذا الاسم نرى تسميتها عربياً بالعائلة الخردلية .

(٣) الكثير من الأوكسينات خاصة الأوكسينات الصناعية تستخدم كمبيدات حشائش أى لها تأثير سام وحتى الأوكسين الطبيعي إذا زاد تركيزه يكون ذو تأثير سام لذلك وجب التحويه هنا .

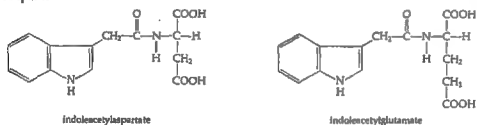
Thioglucoside



Glycosyl esters



IAA Peptides



شكل ١٧ - ١٠ : صور الأوكسين المرتبطة .

Indole-3-Acetic Acid Biosynthesis التمثيل الحيوي لأندول - ٣ - حمض الخليك

في السنوات الأولى من دراسة الأوكسين ، وجد بونر (6) Bonner أن عفن فطر الريزوبس (*Rizopus suinus*) ، والذي كان في هذا الوقت من أفضل مصادر الحصول على الأوكسين الطبيعي ، يزيد من خروج الأوكسين الطبيعي لو نُمِيَ في بيئة تحتوي على الببتون. هذه

الزيادة في الإمداد بالأكسين بدون أدنى شك تحدث خلال أكسدة الأحماض الأمينية للبتون . وبعد ثلاث سنوات ، وجد ثيمان (60) Thimann أن هذا العفن يمكن أن يحول الحمض الأميني تربتوفان Tryptophan إلى IAA . وحتى اليوم يعتبر التربتوفان المنشئ الأول للـ IAA في النبات .

وتتميل الأكسين خلال طرق الفصل الطويلة يعتبر مصدراً للخطأ في الأبحاث الأولى للـ IAA . فقد وجد الباحثون أن غليان العينات النباتية (25) أو الاستخلاص تحت درجات الحرارة المنخفضة (70) لها تأثير محدد في تخليق الـ IAA . هذه الاكتشافات أعطت تأكيداً للافتراض الذي نادى به سكوج وثمان (57) Skoog and Thimann أن إنتاج الأكسين ما هو إلا عملية إنزيمية . وفي النهاية قد استخلص نظام إنزيمي يستطيع تحويل التربتوفان إلى IAA بواسطة ويلدمان وفيري وبونر (69) Wildman, Ferri, and Bonner من أوراق السباغ . والإنزيمات المصاحبة لتحويل التربتوفان إلى IAA في غمد ريشة الشوفان لها نفس توزيع الـ IAA . فهذه الإنزيمات لها كميات كبرى عند القمة ثم يتناقص تركيزها باطراد في اتجاه القاعدة .

شكل ١٧ - ١١ يوضح سلسلة التخليق الحيوي والتي فيها يتحول التربتوفان إلى IAA . وجد جوردون ونيفا (23) Gordon and Nieva لو أن أقراص الورقة أو المستخلص الخام لأوراق الأناناس pineapple حُضنت مع التربتوفان أو التربتامين أو أندول حمض البيروفيك. فيتكون الـ IAA . وقد اقترحا أن الـ IAA يمكن أن يتكون من التربتوفان خلال طريقتين مختلفتين : أولهما من خلال نزع مجموعة الأمين deamination من التربتوفان حيث يتكون أندول حمض البيروفيك حيث يتبع ذلك نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation من أندول حمض البيروفيك حيث يتكون أندول أسيتالدهيد ، أما الطريق الثاني فيبدأ أولاً بنزع مجموعة الكربوكسيل من التربتوفان حيث يتكون التربتامين ثم يتبع ذلك نزع مجموعة الأمين من التربتامين حيث يتكون أندول أسيتالدهيد . في كلا الطريقتين يكون الناتج النهائي لهذه الخطوات هو أندول أسيتالدهيد ، وبالتالي لا بد أن يعتبر هذا المركب هو المركب الوسطي المؤلّد (Precursor) للـ IAA في النباتات . إحدى أو كلا الطريقتين قد اكتشفا في عديد من المادة النباتية (36, 42, 45) . سجل شيرون (53) Sherwin في بادرات الخيار Cucumber وجود إنزيم نزع الكربوكسيل التربتوفاني Tryptophan decarboxylase ، ذلك الإنزيم الذي يساعد على تحويل التربتوفان إلى التربتامين tryptamine في هذه النباتات ، وبالإضافة إلى ذلك فقد اكتشف نشاط

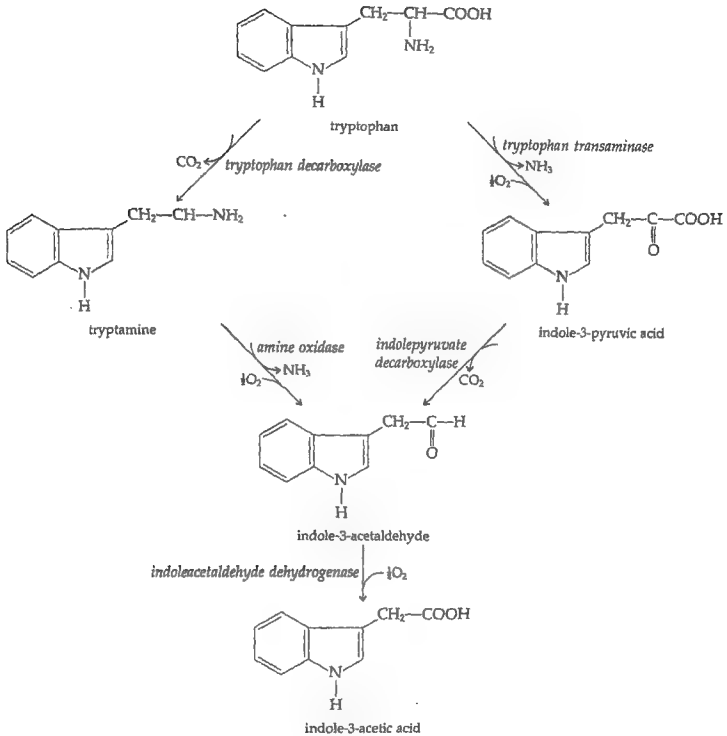
إنزيم نقل الأمين الترتوفاني في عديد من الأنواع النباتية بواسطة ترويلسن Truelsen (62) . يعتقد أن أندول حمض البيروفيك ينشأ من الترتوفان عن طريق نقل الأمين . ثم يتأكسد أندول أسيتالدهيد في الحال لتكوين الـ IAA . هذا وقد أوضحت أبحاث الباحثون التي استخدم فيها تحضيرات إنزيمية خام من مصادر نباتية مختلفة حدوث هذه التحولات المختلفة .

توجد اقتراحات استمرت لعدة سنوات مؤداها أن الترتوفان ليس هو مُنشئ حلقه الأندول للـ IAA . بالإضافة إلى ذلك فإن تكوين الـ IAA (الموضحة في شكل ١٧ - ١١) معترض عليها ومشكوك فيها وذلك لاحتمال حدوث تلوث بالبكتريا المنتجة للـ IAA المصاحبة لهذه النباتات تحت الظروف التجريبية . إلا أن احتمال التلوث البكتيري والذي يترتب عليه إحتمال إعطاء نتائج مضللة قد تم السيطرة عليه باستخدام الطرق التجريبية الحديثة ، والتي فيها تعامل النباتات بالمضادات الحيوية أو إثناء تلك النباتات معقمة ، وتحت هذه الظروف المُستخدمة ما زالت تلك النباتات تحول الترتوفان إلى الـ IAA . بالإضافة إلى ذلك فالإنزيمات الموضحة في شكل ١٧ - ١١ يمكن استخلاصها من النباتات النامية المعقمة واستخدامها في المعمل بعيداً عن النبات في تحويل الترتوفان في أنابيب الاختبار إلى الـ IAA .

والوجود الطبيعي لأندول - ٣ - أسيتونيتريل (IAN) في بعض النباتات قد رجح طريق آخر للتخليق الحيوي للأوكسين ، ففي بعض الأنواع النباتية فإن IAN اللاأوكسيني النشاط يمكن أن يتحول في الحال إلى IAA في وجود إنزيم نيتريلاز Nitrilase . وبالإضافة إلى ذلك التكوين الكيميوحيوي للأوكسين في البذور النابتة فيمكن أن يختلف عن ذلك في الأوراق وقمم أعماق الريشة والمناطق النامية الأخرى للنبات . وبالرغم من ذلك ما لم يحسم هذا التضارب بتجارب جديدة إضافية لهذا الاختلاف فإن الطريق الموضح في شكل ١٧ - ١١ هو أفضل الملاحظات المتاحة اليوم للتمثيل الحيوي للأوكسين .

انتقال الأوكسين Auxin Transport

التجارب التي أجراها كلاً من دارون Darwin وبوزن جنسن Boysen-Jensen والتي وضحت تحرك المحفز (الأوكسين) النشط من قمة غمد الريشة إلى قاعدتها ، أدت إلى

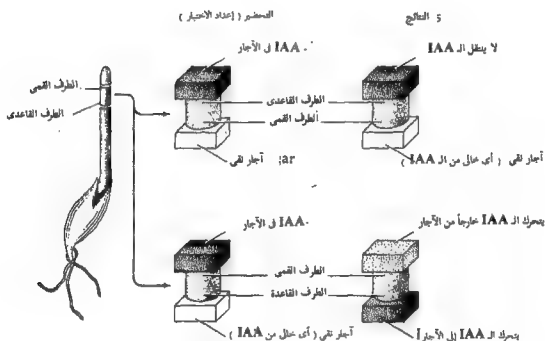


شكل ١٧ - ١١ : طرق تخليط الأوكسين من التربتوفان .

افترض الباحثون الآخرون بأن انتقال هذا المحفز يكون قطبياً Polar . والتجارب المبكرة التي قام بها كلاً من وينت (67) Went وباير (4) Bayer أكدت هذه الخاصية ولقد استمر الاعتقاد لعدة سنوات تالية أن انتقال الأوكسين في النبات قطبي مُطلق . وقد اعتقد الباحثون أن هذا الانتقال قاعدي الطراز basipetal fashion وهذا يعني أن انتقال الأوكسين

يتم من القمة المورفولوجية إلى القاعدة المورفولوجية (أنظر شكل ١٧ - ١٢) . وقد دلت الأبحاث الأولى على الحركة في النبات plant movements (الانتحاءات) أيضاً على وجود التحرك الجانبي lateral movements .

وبالرغم من أن الحركة القاعدية تبدو سائدة في غمد الريشة وبعض السيقان إلا أن جاكوبس (31) Jacobs وجد في قطاعات ساق الكوليوس Coleus stem أن نسبة الانتقال القاعدي إلى الانتقال القمي acropetal (من القاعدة المورفولوجية إلى القمة المورفولوجية) لانتقال الأوكسين هي ٣ : ١ على التوالي . وبالرغم من أن الانتقال إلى القمة هو فقط ثلث نظيره للانتقال القاعدي إلا أن هذا الانتقال حقيقة ومؤثراً .



دكل ١٧ - ١٢ : الانتقال القطبي القاعدي (basipetal polar) للـ IAA في قطاعات غمد الريشة .

انتقال الأوكسين في المجموع الجنري أيضاً قطبي . إلا أن الانتقال في الجنور لا يشبه ذلك في المجموع الخضرى ، فهو أساساً انتقال قمي . أظهرت أبحاث سكوت (52) Scott ملاحظات مرضية عن سيادة الحركة القمية للأوكسين في الجنور ، تلك

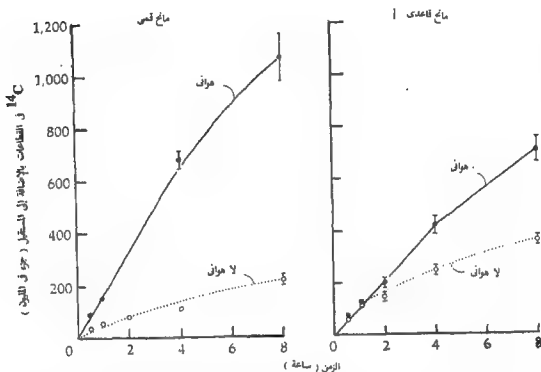
الظاهرة التي بدون أدنى شك لها تأثير فعال في ميكانيكية نقل الأوكسين في الانتحاء الأرضي للجنور وأيضاً بعض الأوكسين الذى ينتج في الأوراق ينتقل عبر أنسجة اللحاء إلى الأجزاء الأخرى للنبات ، هذا الطراز من الانتقال بالتأکید غير قطبی . في النهاية وفي عدد من الدراسات أوضح جولد سميث (20, 21) Goldsmith جلياً أن حركة الأوكسين قمية كما أنها أيضاً قاعدية ، إلا أن الحركة القاعدية من المرجح أنها الطراز السائد .

يحدث انتقال الأوكسين في أنسجة النبات بمعدلات عالية لدرجة استبعاد الإنتشار كميكانيكية رئيسية لهذا الإنتقال ، كما أن هناك سبب آخر لاستبعاد الإنتشار هي تلك الحقيقة في أن الأوكسين في النبات يمكن أن يتحرك ضد تدرج التركيز . سرعة انتقال الأوكسين تختلف باختلاف طرز النباتات المدروسة والظروف التي تقع تحتها ظروف التجارب . لاحظ الباحثون (46, 47, 49) معدلات سرعة تتراوح بين ٦,٤ م/ ساعة إلى ٢٦ م/ ساعة . في حالة الإضافة الخارجية للأوكسينات إلى لحاء وخشب النباتات فإن سرعات الانتقال تكون عالية لتصل من ٤٠ إلى ٦٠ م/ ساعة حيث يكون الانتقال في هذه الحالة لا قطبياً .

الانتقال القطبي للأوكسين يبدو أنه يحتاج إلى الطاقة الأيضية . فالظروف اللاهوائية (43) أو المثبطات الأيضية (43) في العادة تثبط انتقال الأوكسين . وكما هو متوقع من الظواهر التي يحكمها الأيض ، فإن الانتقال القطبي يحتاج إلى الأوكسجين ، وهو حساس للحرارة ويمكن أن يأخذ طريقه ضد تدرج التركيز . معظم الأوكسين الموجود في قطاعات غمد ريشة الشوفان يبدو أنه يأخذ طريقه في واحد من طريقين ، الطريق الأول يعتمد على الطاقة الأيضية والطريق الآخر خلال الانتشار (20, 21) .

يحدث التحرك القاعدى في قطاعات الشوفان نتيجة لكلاً من الانتشار والانتقال الأيضى (metabolic transport) ، أما التحرك القمى فيرتكز فقط على الانتشار . ويمكن لنا أن نوضح هذه الظاهرة بمقارنة انتقال الأوكسين في القطاعات تحت الظروف الهوائية واللاهوائية . لو وضعنا القطاعات الاسطوانية لغمد ريشة الشوفان بين بلوكين من الآجار حيث يعمل البلوك العلوى كمعطى أو كمناخ للأوكسين (وهو بالطبع يحتوى على أوكسين) ، أما البلوك القاعدى فيعمل كمستقبل للأوكسين (وهو عبارة عن آجار نقى لا يحتوى على أوكسين) ، فإنه يمكننا بوضوح أن نلاحظ الانتقال القاعدى (وذلك بالطبع يحدث تحت الظروف الهوائية أى في وجود الأوكسجين) . إلا أننا إذا أجرينا التجربة السابقة تحت الظروف اللاهوائية فلا يستمر الانتقال القطبي طويلاً ،

وجميع تحرك وانتقال الأوكسين يقع تحت تأثير الانتشار السالب (20) . شكل ١٧ - ١٣ يوضح مقارنة بين الانتقال القاعدي والانتقال القمي تحت تأثير الظروف الهوائية والظروف اللاهوائية . لاحظ أنه تحت الظروف اللاهوائية فإن التحرك القاعدي لا يختلف كثيراً عن التحرك القمي . وأيضاً الانتقال القمي للأوكسين في أعماق الريشة والمجموع الخضري يبدو أنه يرجع إلى الانتشار وبالتالي فهذا الانتقال لا أيضاً .



شكل ١٧ - ١٣ : مقارنة بين الظروف الهوائية واللاهوائية على الكمية الكلية التي تحصل عليها قطاعات من غمد ريشة الشوفان وذلك سواء من مانع قمي أو مانع قاعدي يمتد على أندول حمض الخليك (IAA) ذو كربوكسيل مُعلّم بالكربون ١٤ المشع (^{14}C) (تركيزه 10^{-4} M)

From M.H.M. Goldsmith 1966. Plant Physiol 41:15.

والميكانيكية الحقيقية المسعولة عن انتقال الأوكسين ما زالت غير معروفة . اقترح عديد من الباحثين في الماضي أن اختلاف الجهود الكهربائية بين قمة وقاعدة غمد الريشة يتحكم في انتقال الأوكسين (40, 51) . يعتبر وينت Went أول من اقترح أن الاستجابية الانتحاءية لا بد أن تتسبب عن الاختلاف في الجهد الكهربائي . وطبقاً لهذه النظرية فإن قاعدة غمد ريشة الشوفان ذات كهربية موجبة أكثر *more electropositive* عن القمة ، والجانب المظلم في حالة الإضاءة الجانبية لغمد الريشة ذا كهربية موجبة أكثر عن الجانب

المضاء لهذا الغمد ، وفي الغمد الموضوع أفقياً فإن الجانب السفلى أكثر إيجابية كهربية عن الجانب العلوى . وفي كل من هذه الحالات والأوضاع فإن انتقال الأوكسين يكون ناحية وفي اتجاه الشحنات الموجبة الأعلى . والاعتراض القوى على هذه النظرية والذي يهدمها من أساسها ، هو أنه عند تعريض غمد الريشة لمجال كهربي خارجي فإن الانتحاء الابتدائي يكون في اتجاه وناحية القطب الموجب للشحنات الخارجية المضافة (51) ، وهذه الحركة عكس اتجاه حركة الانتحاء الطبيعي ، والذي يكون في اتجاه جانب الشحنات السالبة . كما تدل أيضاً الملاحظات الحديثة أن انحدار تدرج الجهد الكهربي في أنسجة غمد الريشة بعد محفز انتحاء ضوئي أو انتحاء أرضي مناسب يبدو أنه يزداد كنتيجة لهجرة الأوكسين إلى مكان في النسيج أكثر من ذلك قبل الهجرة . وبالتالي فإن الأوكسين نفسه يبدو أنه يشجع اختلاف الشحنات . إلا أن إحدى الأفكار الماكرة تلك التي اقترحها سكوت (52) Scott وتبين هذه الفكرة في أن امتزاج تغيرات نفاذية الغشاء والمجال الكهربي الذي يُحفز بفعل الأوكسين تدفع الأوكسين المُنتقل إلى أسفل غمد الريشة .

اقترح ليوبولد وهال (38) Leopold and Hall أن الانتقال القطبي للأوكسين في أغمد الريشة يرجع إلى إفراز الأوكسين من النهاية القاعدية للخلية . وقد حسبوا وقدرنا صافي كمية الأوكسين المتحركة قاعدياً خلال ركن خلية غمد الريشة يزيد عن ذلك للتحرك القمي بـ ٣٪ ، وبالتالي بعد التحرك لمسافة ٤ مم (حوالي ٣٠ خلية) للنسيج فإن الأوكسين الذي يوجد في النهاية القاعدية ، أو المستقبل (مثلاً بلوك الآجار) لا بد أن تكون ٥٤ ضعف ذلك الموجود في نهاية القمة . وتحت نفس هذه الظروف لو أن ٥٢,٥٪ للأوكسين الكلي قد أفرزت من نهاية القاعدة لكل خلية في ترتيب قائمة ١٠٠ خلية وبالتالي أكثر من ١٠٠٠٠ مرة أكثر من الأوكسين لا بد أن تتراكم في نهاية القاعدة عن ذلك في نهاية القمة (في اتجاه القمة) لهذه القائمة .

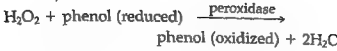
والتأمل والتفكير الذي عاش في أن الـ IAA ربما ينتقل عبر الغشاء في نهاية قاعدة الخلية وذلك عن طريق تكوين معقد مع حامل متخصص موجود في الغشاء . وبعد التحرك في اتجاه الخارج فإن الـ IAA ينطلق ويتحرك بحرية إلى الخلية التالية . وبالتالي فإن اتجاه انتقال الأوكسين ربما يتحدد بمكان الحامل وخاصة إذا كان الغشاء الخلوي العلوي لا يحتوي على الحامل وأيضاً إذا كانت خواص النفاذية تفضل ولا تعيق مرور الـ IAA فقط في اتجاه القمة . وتحتاج دراسة انتقال الأوكسين إلى ملاحظات مباشرة وكفا لهذه التخمينات .

هدم وإتلاف الأوكسين Destruction of Auxin

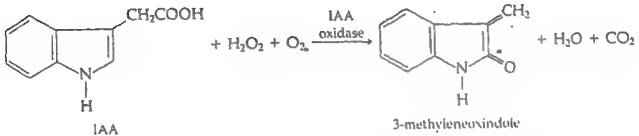
بمجرد إنتاج الأوكسين فإن الجزء المُستخدم Compartmentalization (حر أو مرتبط) والانتقال transport والاستخدام utilization للأوكسين غاية في الأهمية لنمو النبات ، وعدم تنشيط أو فعالية الأوكسين تتساوى بالتأكيد مع تنظيم وتعديل التشكل الخارجى للنبات . والأوكسين هام في وجوده أو عدم وجوده لحالات النمو الخضري Vegetative growth والنمو التكاثرى reproductive growth كما يغير صفات (aging) الأنسجة النباتية .

أُجريت أبحاث عديدة على ميكانيكيات تثبيط نشاط الأوكسين . ويوجد أسلوبان لإتلاف ال IAA في النباتات والتي تبدو أنها سائدة وهما : (١) الأكسدة الإنزيمية enzymatic oxidation (٢) والأكسدة الضوئية photooxidation . في عام ١٩٤٧ عزل تانج وبونر (58) Tang and Bonner إنزيم يصاحب أكسدة ال IAA ويسمى هذا النظام الإنزيمى أندول حمض الخليك أكسيديز IAA oxidase وهو السبب الرئيسى لإختفاء الهرمون الباقى في النبات . يبدو أن إنزيم أكسيديز ال IAA شائع الوجود في النباتات ، فقد عزل من مصادر نباتية متعددة (9, 18, 19) . وكما هو الحال دائماً فإن الباحثين يميلون دائماً إلى دراسة نظاماً معيناً بالتفصيل أكثر من النظم الأخرى ، وفي هذه الحالة فإن التركيز كان على إنزيم أكسدة ال IAA في السويقات الجنينية العليا للبسلة ذات الشحوب الظلامى etiolated pea epicotyls .

أكسدة ال IAA في السويقات الجنينية العليا للبسلة يبدو أنها تُحفز بالبيري أكسيديز peroxidase والذي فيه يستهلك مول واحد من O_2 (وبالتالى أستمد الاسم أو أكسيديز oxidase) وحيث ينطلق Co_2 لكل مول من ال IAA الذى يتم إبطال نشاطه . والبروتين الفلافينى Flavin protein المتلازم للإرتباط بالبيري أكسيديز يظهر أنه لازم لتوليد فوق أكسيد الأيدروجين hydrogen peroxide اللازم للتفاعل . وفكرة تولّد فوق أكسيد الأيدروجين تحت الظروف الحية النباتية قد رجحها في الأصل كلاً من جالستون وبونر وباكر (17) Galston, Bonner and Baker في عام ١٩٥٣ ، ويظهر أنها قد أُيدت بالعديد من الملاحظات التى تدفقت وأيدت هذه الفكرة . ونشاط البيري أكسيديز يماثل أكسدة الفينولات Phenols بالـ H_2O_2 كمكتسب للإلكترون طبقاً للتفاعل التالى :



والفرق الأساسي بين نشاط البيروكسيديز والأوكسيديز هو أن تفاعل البيروكسيديز لا يحتاج إلى أوكسجين مُضاف . إلا أنه في تكسير الـ IAA فإن الإنزيم الذي يظهر نشاط البيروكسيديز يعمل أيضاً كالأوكسيديز ويستهلك الأوكسجين في التفاعل . وخطوات تفاعل إتلاف الـ IAA بواسطة الأوكسيديز يمكن تلخيصها كما هو موضح في التفاعل التالي :



والنواتج النهائية الرئيسية لإتلاف الأوكسين هي ٣ ميثيلين أوكسي أندول (3-methyleneoxindole) أو أندول الدهيد indolealdehyde ، والإنتاج النسبي لكل منهما ربما يختلف من نظام لآخر . وتفاعل بعض النظم يحتاج لأيونات Mn^{+2} وعامل فينول مثل ٢ - ٤ - داي كلوروفينول 2,4-dichlorophenol .

أوضحت الدراسات المبكرة اختلاف واتساع مدى الـ pH الأمثل للإنزيمات المتحصل عليها من مصادر نباتية مختلفة مما يرجح وجود صور متعددة إنزيمية ، تلك الحقيقة التي عُرفت الآن من دراسات الفصل الكهربى^(١) electrophoresis على إنزيمات أكسيديزات الـ IAA ، قد عرفت منتجات طبيعية وكميائية معينة بتثبيط ومنع تفاعلات أكسدة الـ IAA ، وهي تتضمن حمض الكلوروجينيك Chlorogenic acid ، وحمض الكافيك^(٢) Caffeic acid ، وسكوبوليتين Scopoletin ، وحمض الفيروليك ferulic acid (71) والتثبيط الناشئ عن حمض الكلوروجينيك وحمض الكافيك يمكن إنعكاسه (إيقافه) بإضافة الـ H_2O_2 ، وبالتالي يرجح أن هذه المثبطات تشترك في ميكانيكية تولد فوق أكسيد الأيلروجين .

(١) إحدى طرق الفصل الحديثة للبروتينات وقد تعرف عربياً بالإلكترولفوريسيس

(٢) موجود هذا الحمض في البن وبذلك إشتق الاسم من البن .

مغزى أهمية أكسيديز الـ IAA للنمو Significance of IAA Oxidase to Growth

فى عام ١٩٥٤ قاس جالستون ودالبرج (18) Galston and Dalberg نشاط إنزيم أكسدة الـ IAA واستجابة النمو لبادرات بسلة عمرها من ٧ إلى ٨ أيام ذات شحوب ظلامى استطالى . وقد قيس محتوى إنزيم أكسدة الـ IAA لختلف أجزاء النبات داخل المادة الحية (in vivo) وخارج المادة الحية (in vitro) . وطريقه داخل المادة الحية فقد حُصنت قطاعات من البادات أخذت من أسفل القمة فى مخلوط تفاعل قياسى من إنزيم IAA أكسيديز . أما الطريقة المعلمية (خارج النبات) فقد بُنيت على أساس استخلاص إنزيم الـ IAA أكسيديز . وتحضين المستخلص فى مخلوط تفاعل قياس . وقد قيس الـ IAA المتبقى بالنسبة لنشاط إنزيم الـ IAA أكسيديز . وقد وجد جالستون ودالبرج أن قابلية قطاعات الساق للنمو تتناقص بوضوح من القطاعات القمية إلى القطاعات القاعدية حيث أن كلاً من تجربتي الـ IAA أكسيديز قد أوضحت الوضع المعاكس لوجود الإنزيم ، حيث يزداد النشاط الإنزيمى من القمة إلى أسفل . وعلى ذلك فإن نشاط الـ IAA أكسيديز يبدو أنه منخفض فى المناطق ذات المحتوى الأوكسينى العالى (ذات النمو العالى) وعالى فى المناطق ذات محتوى IAA المنخفض (منخفضة النمو) . وقد أوضحت النتائج أن مستويات الـ IAA أكسيديز فى مناطق معينة للنبات تُنظم مستويات الأوكسين وبالتالي نمو النبات . وهذان الباحثان قد لاحظا تجريبياً شيخوخة aged الأنسجة تحت القمية التى تفقد حساسيتها لإضافة الأوكسين . وقد أظهرت أيضاً الأنسجة زيادة فى نشاط إنزيم IAA أكسيديز . هذه النتائج قد أوضحت تغير عملية صفات النمو مع تغير منطقة الـ IAA وإنزيم IAA أكسيديز المصاحب له .

الأكسدة الضوئية Photooxidation

قد عُرف منذ زمن بعيد أن الـ IAA يمكن تثبيط نشاطه بواسطة التأين الإشعاعى ionizing radiation . أوضح سكوغ (55, 56) Skoog أن سرعة تثبيط فعالية ونشاط الـ IAA النقى يأخذ طريقه عندما يعرض إلى أشعة إكس وأشعة جاما X- and gamma- radiation . وقد أوضح أيضاً قليلاً من تثبيط النشاط يأخذ طريقه فى نتروجين الهواء الجوى ، مما أدى إلى الاقتراح بأن تثبيط النشاط يرجع إلى الأكسدة بفوق الأوكسيد peroxide المتكون خلال التشعيع (19) . تدل بعض الملاحظات أن كمية قليلة من الـ IAA يثبط نشاطها أو تتأكسد بهذه الكيفية ، معظم هذا التأثير الضار لهذا اللون من التشعيع على الـ IAA يكون ذا طبيعة غير مباشرة . على سبيل المثال أوضح جوردن

Gorden (22) أن التأثير الأعظم للتأين الإشعاعي على أبيض الأوكسين ربما يوجد في التأثير الإتلافي للتشعيع على النظام الإنزيمى المحول للتربتوفان إلى الـ IAA .

الأشعة فوق البنفسجية Ultraviolet أيضاً تسبب تثبيط نشاط وفعالية الـ IAA . هذه الظاهرة لا بد أن تكون متوقعة وذلك لأن التركيب الحلقى لجزء الـ IAA يتتص بالأشعة فوق البنفسجية (أقصى امتصاص عند حوالى ٢٨٠ نانوميتر) . وهنا يكون التأثير مباشر على جزء الـ IAA والذي يرجع إلى امتصاص الأشعة فوق البنفسجية . تقدير محتوى الأوكسين قبل وبعد التشعيع بالأشعة فوق البنفسجية قد بين أن هذا اللون من التشعيع يقلل مستويات الأوكسين فى النباتات (10,48) .

الأسئلة :

- ١٧ - ١ إشرح مساهمة كل من دارون Darwin وفيتنج Fitting ، بويسن جنسن Boysen-Jensen وبائل Paal وستارك Stark وكوجل Kogl - ووينت Went وهاجن - سميت Haagen- Smit في اكتشاف الأوكسين ودوره في النباتات .
- ١٧ - ٢ إرسم التركيب الكيميائي لأندول - ٣ - حمض الخليك .
- ١٧ - ٣ ما هو الاختبار الحيوى bioassay وما هى الخصائص الهامة التى يجب أن يتميز بها ؟
- ١٧ - ٤ أذكر بعض الاختبارات الحيوية الرئيسية المستخدمة في دراسة الأوكسينات . وما هى الاستجابات الحيوية التى تتأثر بالأوكسينات والتى تعتبر أساس العديد من الاختبارات الحيوية ؟
- ١٧ - ٥ ما هى النظرية الشائعة بالمألوفة لدور الأوكسينات في الانتحاء الضوئى ؟
- ١٧ - ٦ عرف الاصطلاحات التالية : منظم النمو ، الهرمون النباتى ، الأوكسين ، مضاد الأوكسين ، منظم النمو النباتى .
- ١٧ - ٧ أذكر أنواع الأوكسينات الصناعية وارسم التركيب الكيميائى لكل نوع .
- ١٧ - ٨ ما هى الأهمية للنباتات بالنسبة للأوكسين المرتبط ونقيضه الحر في النبات ؟
- ١٧ - ٩ إشرح عملية الانتقال القطبى فيما يختص بالأوكسين . وكيف تحدث هذه العملية ؟
- ١٧ - ١٠ إشرح الميكانيكيات المشتركة في هدم وإتلاف الأوكسين في النبات ؟ كيف يمكن المحافظة على مستويات الأوكسين في أنسجة معينة ؟
- ١٧ - ١١ ما هو الدور الذى تتوقعه لإنزيمات أكسدة الـ IAA (IAA oxidases) في الأنسجة النباتية المختلفة ؟

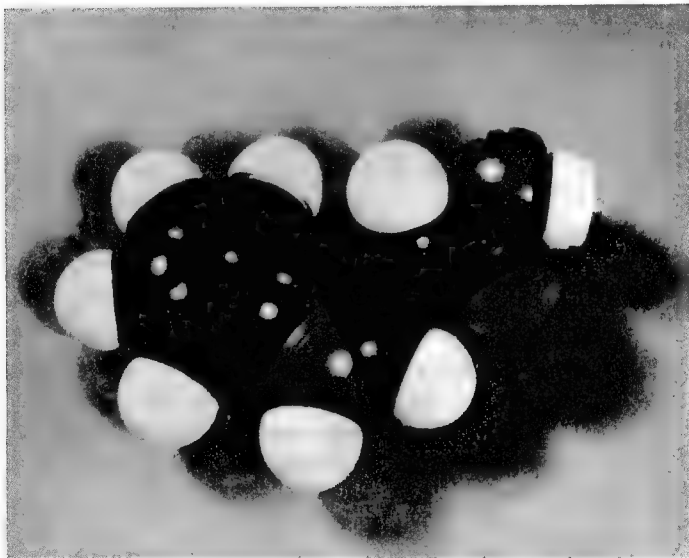
قراءات مقترحة :

- Brenner, M.L. 1981. Modern methods for plant growth substance analysis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:511-538.
- Cohen, J.D., and R.S. Bandurski. 1982. Chemistry and physiology of bound auxins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:403-430.
- Galston, A.W., P.J. Davies, and R.L. Satter. 1980. *The Life of the Green Plant*, 3rd ed. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
- Goldsmith, M.H.M. 1977. The polar transport of auxin. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:439-478.
- Leopold, A.C., and P.E. Kriedemann. 1975. *Plant Growth and Development*, 2nd ed. New York: McGraw-Hill.
- Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
- Skoog, F., ed. 1980. *Plant Growth Substances*. pp. 37-105. Proc. 10th Int. Conf. 1979. *Plant Growth Substances*. New York: Springer-Verlag.
- Torrey, J.G. 1976. Root hormones and plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27:435-439.
- Varner, J.E., and D.T.H. Ho. 1976. Hormones. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Wareing, P.F., and I.D.J. Phillips. 1978. *The Control of Growth and Differentiation in Plants*, 2nd ed. New York: Pergamon Press.
- Went, F.W. 1974. Reflections and speculations. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:1-26.



التأثيرات الفسيولوجية
وآليات (ميكانيكيات) عمل الأوكسين

PHYSIOLOGICAL EFFECTS AND MECHANISMS
OF AUXIN ACTION



نموذج كوري ، بولنج ، كولتن للحشو الفراغي لأندول - ٣ - حمض الخليك ، Corl, Pauling, Koltun ،
لاحظ شكل الحلقة ذات التروجين المتباعد والمختلج على (CPK) space-filling model of Indole-3- acetic acid.
وضع ذرة الكربون الأولى ومجموعة الكربوكسيل لحمض الخليك الإحلالية على وضع ذرة الكربون الثالثة .

Photo by F.H. Witham.



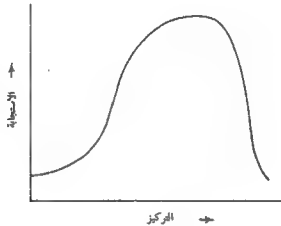
منذ اكتشاف الـ IAA والتعرف على خصائصه كهرمون نباتي ، فقد تم نشر عديد من الدراسات والتي أظهرت معلومات هائلة عن التأثيرات الفسيولوجية للأوكسين في النبات والعديد من هذه التأثيرات الفسيولوجية ذات أهمية علمية وتطبيقية معاً . والمواد الكيميائية ذات النشاط الأوكسيني مثل مبيدات الحشائش herbicides قد أسهمت إسهاماً معنوياً في تقدم الزراعة . والمعلومات المتداولة عن فعل الأوكسين تُبنى على أساس دراسة التركيب الكيميائي للأوكسين وعلاقته بالنشاط الأوكسيني ، وتأثير الأوكسين على جذر الخلايا واستطالتها وطبيعة مكان الاستقبال في الخلية . وكما هو الحال في جميع المواد الكيميائية المحفزة للاستجابات الحيوية فإن المستقبل ذا أهمية خاصة في إظهار ترجمة كيميائية الأوكسين إلى استجابة فسيولوجية .

وهناك حقائق معينة قد استنتجت بناءً على تجارب فعل الأوكسين ، ومثل هذه الهرمونات النباتية ، وعلى رأسها الـ IAA ، يمكنها التأثير بكميات ضئيلة جداً ولا بد من أن يستمر وجودها وأن تكون ميسرة في أماكن التأثير لاستمرار حدوث النمو (الاستطالة وكبر الخلايا cell enlargement) . والعديد من التغيرات الكيميائية وبعض الحالات الفسيولوجية التي يمكن ملاحظتها وإدراكها بسهولة والتي تُعزى إلى فعل الأوكسين تحدث بعد فترة وجيزة من المعالجة بالأوكسين ، ومثل هذه الاستجابات يطلق عليها الاستجابات السريعة (rapid responses) وهناك أمثلة واضحة وجلية عن هذه الاستجابات السريعة للأوكسين مثل استطالة وتغير جذر خلايا غمد الريشة (Coleoptile) وقطاعات السيقان (stem segments) والتي تحدث خلال عشر دقائق بعد إضافة الأوكسين . بالإضافة إلى ذلك فإن الأوكسينات تنشط وتساند عمليات تخليق حمض الريبونوكليك الرسولي (mRNA) والبروتين لتتكون الإنزيمات التي تحفز وتنشط إنتاج مواد الجذر الخلوية ، والسكريات وبعض المركبات الخلوية الأخرى . والعديد من الأوكسينات تنشط تفاعلات ذات استجابات طويلة المدى (Long- term responses) . وكل من الاستجابات السريعة والاستجابات الطويلة المدى (التي ستناقش فيما بعد) تمد النبات بميكانيكيات تؤثر على التغيرات البيئية خلال فترة نموه التركيب تشكلي (morphogeneses) .

دعنا الآن نبدأ في مناقشة فعل الأوكسينات باعتبار وساطة الاستجابات للأوكسينات ، وبالتأكيد فالتجارب التفصيلية للعمليات الفسيولوجية التي تتأثر بالأوكسينات خارجة عن موضوع هذا الكتاب الدراسي ، إلا أنه يمكننا التحقق من بعض الاستجابات المعروفة جيداً في النباتات والتي ينظمها بكل دقة وعلى وجه

الخصوص فعل وعمل الأوكسينات . وفيما يلي تلك الاستجابات الأكثر معرفة لفعل الأوكسينات : الاستطالة الخلوية cellular elongation - الانتحاء الضوئي phototropism - الانتحاء الأرضي geotropism - السيادة القمية apical dominance - تنشئة الجذور root initiation - تكوين الثمار اللابذرية parthenocarpy - التساقط abscission - التنفس respiration - وأخيراً تكوين الكالوس callus formation .

تعتمد إمتداد الاستجابة المستحثة لفعل الهرمون النباتي على عدة حقائق من بينها : الحالة الفسيولوجية للخلايا المستقبلة للهرمون والعمر الزمني والفسيولوجي للخلايا وكذلك في بعض الأحيان عوامل أخرى غير معلومة وتكون تلك العوامل مجتمعة ذات أهمية في هذا الشأن . ففي بعض الأنسجة الحساسة للأوكسين والهرمونات النباتية الأخرى يمكننا ملاحظة أن هناك خصائص معينة يمكن التنبؤ بها للاستجابة ومنحنى هذه الاستجابات يعتمد ويرتكز على مستوى وتركيز الهرمون (أنظر شكل ١٨ - ١) .



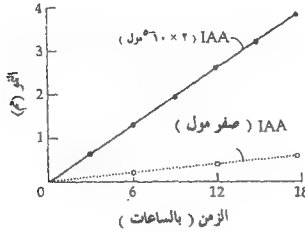
شكل ١٨ - ١ : المنحنى النظري للعلاقة بين التركيز والاستجابة يوضح التأثير العام للهرمون النباتي عند تركيزاته المختلفة .

ومنحنى علاقة التركيز بالاستجابة هذا ما هو إلا تشخيص لوجود الهرمون . فالتركيزات المنخفضة نسبياً من الهرمونات النباتية تنشط أو تشجع إستجابة معينة ما ، وبزيادة تركيز الهرمون فإن معدلات الاستجابة هذه تزداد حتى تصل إلى الاستجابة المثلى أو الذروة ، وعند المستويات الأعلى عن هذا الحد فإن تزايد تركيز الهرمون يسبب تناقص في معدلات الاستجابة . وهذا التناقص في منحنى الاستجابة لا يعنى دائماً موت الخلايا ولكنه عادة يكون نتيجة التثبيط الهرموني . وهذا التثبيط يبدو أنه يرجع إلى

الخواص الكيميائية المتشابهة التأثير والتي تشجع معدل الاستجابة عند المستوى الهرموني المنخفض . وعلى ذلك فإن الأسلوب التنظيمي لاستجابة النبات للهرمونات النباتية إما أن يكون عملية تنشيط stimulation (أى تحول إلى الزيادة turning on) أو يكون عملية تثبيط inhibition (أى تحول إلى الأقل turning off) للاستجابة النباتية .

الاستطالة الخلوية Cellular Elongation

تعتبر استطالة الخلوية محصلة أساسية للعديد من الاستجابات التي تتأثر بالأوكسينات ، ومعظم الدراسات التي أجريت في هذا الشأن كانت على الأجزاء النباتية المقطوعة (مثل قطاعات غمد ريشة الشوفان Avena Coleoptile sections - أو قطاعات جذرية مفصولة excised root sections) ، وتلك الأجزاء إما أنها تحتوى على كميات ضعيفة جداً أو لا تحتوى بالمرّة على أى إمداد داخلي بالأوكسين . تلك المادة النباتية الخالية من الأوكسين تعتبر نموذجية ومثالية لقياس تأثير الأوكسين على استطالة الخلوية وذلك بسبب أن الإضافة الخارجية للأوكسين يمكن قياسها دون أى تداخل لأى كمية من الأوكسين الداخلي . واستجابة غمد الريشة للتركيزات المثالية من ال IAA تكون أكبر بعشرة أضعاف استجابتها عند غياب IAA (أنظر شكل ١٨ - ٢) .



شكل ١٨ - ٢ : غمر قطاعات غمد ريشة الشوفان في وسط غمر أوكسيني وفي غياب الأوكسين . كان الطول الأولي للقطاع ٥ مم

From R.M.Klein, ed. 1961. Plant Growth Regulation. Ames : Iowa State University press

منذ عدة سنوات اقترحت عدة نظريات لتفسير فعل وعمل الأوكسين على استطالة الخلية . فقد اقترح العلماء بأن الأوكسين بطريقة ما يزيد الجهد الأزموزي للخلية ،

ويزيد نفاذية الخلية للماء ، ويحفز تخليق البروتين (الإنزيمات) التى تعمل على تكوين مكونات الجدار الخلوى ، ويسبب نقص فى الضغط الجدارى . وحديثاً تجمعت الملاحظات التى تدل على أن الأوكسينات ربما تعمل على المستوى الجينى وذلك يؤثر مباشرة فى نقص الضغط الجدارى والذى يأخذ طريقه كنتيجة لتحفيز تغير طبيعة الجدار (فقد أو تغير التركيب الجدارى) وهذا هو الفعل الأولى الابتدائى والذى بواسطته تعمل الأوكسينات على تحفيز استطالة الخلية .

نقص الضغط الجدارى وارتخاء الجدار الخلوى (تغير تكوين الجدار) Reduction in wall pressure and cell wall loosening (deformation) : كما هو موضح فى الفصل الأول فإن « دَسْ » «slipping» أو « انزلاق » «sliding» مكونات الجدار من العوامل الأساسية والضرورية لتمدد الجدار . والأكثر أهمية من ذلك هو تقطع وانفصال الروابط بين مكونات الجدار الخلوى مع إعادة تكوين هذه الروابط والتى من المحتمل أن تحدث مع إعادة ثباتها فى مرحلة الاستطالة الخلوية ، وبالتالي فإن الروابط غير التساهمية بين بوليمرات الزيلوجلوكونات Xyloglucan Polymers ولوليفات السليولوز الدقيقة من المحتمل أن تتقطع كنتيجة لفعل الأوكسين والذى من الممكن أن يكون ذلك من خلال الفعل الإنزيمى أو الفعل غير الإنزيمى ، وهذا التفاعل يبدو أنه يشجع زيادة مرونة (plasticity) أو ارتخاء الجدار (loosening) مع زيادة مطاطيته (elasticity) .

ونتيجة لاستمرار تكسر الروابط وإعادة تكوين الروابط الهيدروجينية فإن الزيلوجلوكونات Xyloglucans من المحتمل أن تتسلل إلى السليولوز والذى ينتج عنها انبساط غير عكسى فى جدار الخلية . وأثبتت الملاحظات أن الـ pH المنخفض يشجع هذا التفاعل ، وفى الحقيقة وكما سيأتى شرحه فيما بعد فإن ارتخاء الجدار الخلوى من الممكن أن يحدث بدون الأوكسين فى ظروف الوسط الحامضى .

تشجيع الأوكسين للإتساع المتضخم الخلوى والتغيرات فى العلاقة المائية
Auxin-induced cellular enlargement and water relation changes : وجه الباحثون اهتمامهم لفترة من الوقت إلى التغيرات المتوقعة لجهد الضغط pressure potential والجهد الأزموزى osmotic potential ، والجهد المائى water potential للخلايا المتضخمة . وقد أوضحت الملاحظات الوفيرة زيادة فى كمية الذائبات solutes للعصير الخلوى للخلايا المعاملة بالأوكسين . وتركيز الذائبات النشطة أزموزياً لا يزيد ولا حتى الجهد الأزموزى لا يحدث به تغير . إلا أنه بالرغم من ذلك فإن الجهد الأزموزى لا يصحح

أكثر سالبية في الخلايا المعاملة بالأوكسين وأن الجهد المائي يصبح سالباً . وإذا أخذنا في الاعتبار علاقة هذه القياسات حيث $\psi_w = \psi_p + \psi_\pi$ فيمكن لنا أن نرى لو أن الجهد الأزموزي لا يتغير فإن ضغط الامتلاء أو جهد الضغط (ψ_p) لابد أن يتغير وبالتالي مع ارتقاء الجدار الخلوى الناشئ عن فعل الأوكسين والذي يصاحبه نقص في مقاومة الانبساط والضغط الداخلى فإن الغشاء الخلوى يندفع إلى الخارج مع نقص في الامتلاء ، وعندما يصبح الضغط الداخلى أقل إيجابية فإن الجهد المائي للعصير الخلوى يصبح أكثر سالبية عن ذلك للخلايا المحيطة ، وبالتالي فإن الماء ينتشر ناحية منحدر التدرج الجديد الناشئ وعلى ذلك يسبب الانبساط والتمدد وبالتالي زيادة في الحجم الخلوى . وإضافة مواد جديدة للجدار الخلوى وإعادة ثبات الروابط غير التساهمية بين السليولوز والسكريات العديدة polysaccharides (الزيلوجلوكونات) يتخلف عنه خلايا أكثر اتساعاً مع زيادة الحجم وانبساط غير عكسى للجدر الخلوى .

« النمو الحامضى » وفعل الأوكسين "Acid Growth" and Auxin Action

يفهم ضمناً من فعل عمل الأوكسين فكرة أن الأوكسين يشجع نقص درجة الـ pH بالقرب من جدار الخلية ، وربما يحدث ذلك بتنشيط ارتباط الأغشية بأيون الأيدروجين H^+ . ويعتقد بعض الباحثين أن إرتباط وسحب هذا الأيون يكون من خلال الغشاء البلازمى plasmalemma الذى يعمل كمضخة لهذا الأيون . ففى عام ١٩٣٤ م وجد بونر (8) Bonner أن انخفاض درجة الـ pH للبيئة المحضنة يزيد قابلية ونمو قطاعات غمد الريشة . وقد وجد ثيمان (65) Thimann فى عام ١٩٥٦ م أن تحميض البيئة المحضنة تلازم استحداث الأوكسين لاستطالة قطاعات غمد الريشة . وفى عام ١٩٧٠ اقترح رالى وكليلاند Rayle and Cleland (53, 54) أن استحداث الأوكسين للتحميض هى الميكانيكية التى بها يتم تغير تركيب الجدار وارتقائه ، وطبقاً لهذه النظرية حيث يصبح الـ pH فى مكان جدار الخلية حامضى فإن إنزيمات الارتقاء تصبح نشطة ، وهناك احتمال آخر وهو أن أيونات الأيدروجين H^+ تعمل مباشرة على روابط الجدار العرضية وتسبب التكسير بين الروابط غير التساهمية والروابط بين ميسيلات السليولوز والزيلوجلوكونات .

والأوكسينات بذاتها لا تساهم فى حموضة الـ pH خلال حشوة الجدار wall matrix . إلا أن الأوكسينات ربما بطريقة ما تتفاعل مع الأغشية ، ومن المحتمل مع

الغشاء البلازمي الخارجى . وهناك افتراض (32) أن فعل الأوكسين على الغشاء البلازمي يسبب تحرر وإنطلاق مادة ما غير معروفة تنتقل إلى النواة ، وهذه المادة تحدث تغيراً في عملية نسخ وترجمة الـ DNA وينتج عن ذلك تكون نوع جديد من الحمض النووى الريبونوكليك الرسولى (mRNA) ، وبالتالي تحفز إنتاج إنزيمات ارتخاء الجدار الخلوى والإنزيمات التى تزيد من التنفس اللازم لفعل الأوكسين المحفز للنمو . ولا بد أن تزيد من التمعن فى انطلاق جذب أيونات الهيدروجين H^+ من الغشاء البلازمي أو حدوث نشاط فى مضخة أيونات الهيدروجين H^+ . وربما تؤثر الأوكسينات فى أغشية أخرى مثل الشبكة الأندوبلازمية endoplasmic reticulum . إلا أنه لا توجد إلا دلائل ضعيفة تؤيد أى من هذه الأفكار . وميكانيكية عمل الأوكسين هى حقل للبحث لا بد أن يؤدى إلى إجابات حول هذا الموضوع فى المستقبل .

فعل الأوكسين ونوعية الـ RNA وبناء البروتين

Auxin Action, Specific RNA, and Protein Synthesis

بالإضافة إلى أن الغشاء البلازمي وجدار الخلية اللذان يعتبران مكانا استقبال فعل وعمل الأوكسين ، فإن الأوكسينات يمكن أيضاً أن تتفاعل عند مستوى الجين . ونحن لا نعرف هل الأوكسين يحفز عامل ينطلق من مكان آخر فى الخلية أم أن الأوكسين يعمل مباشرة على الـ DNA . والتفاعل المتبادل بين الأوكسينات والـ DNA يمكن حدوثه كيميائياً (43, 68) .

والعلاقة بين تأثيرات الأوكسينات على الأحماض النووية والنمو قد اقترحت لأول مرة بواسطة سكوج Skoog فى عام ١٩٥٤ م . ومنذ ذلك التاريخ فقد ظهرت عديد من الدراسات تدعم اقتراح سكوج فى أن فعل الأوكسينات فى تنظيم النمو تكون مصاحبة ومرتبطة ببناء الأحماض النووية (16, 39, 47, 51) .

وإضافة الـ IAA خارجياً يمكن أن تحفز تخليق RNA وبروتين جديدين وقد أمكن إثبات ذلك فى عديد من الأنسجة النباتية . على سبيل المثال ، إضافة الـ IAA يحفز تخليق الـ RNA والبروتين فى أوراق نبات الراؤو (Rhoeo)^(١) (57) وفى خلايا الخميرة (yeast) (60) وفى قطاعات السيقان الخضراء للبسلة (17) وفى الغلاف الداخلى لثمرة

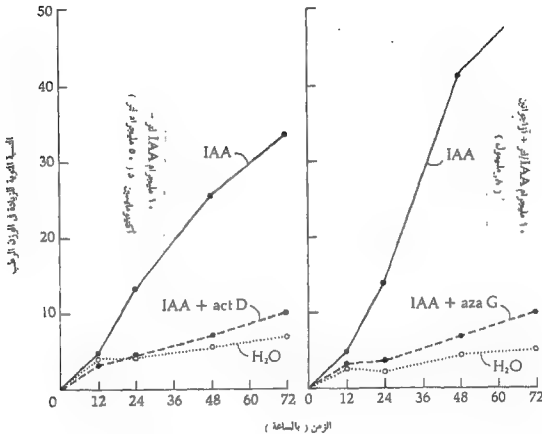
(١) يتبع هذا الجنس العائلة Commelinaceae ومعنى اسم النبات لاتينياً غامض ويبدو أنه محرف عن لغات أخرى ويوجد نوع واحد منه يزرع للزينة .

الفاصوليا (56) وفي قطاعات غمد ريشة الشوفان (47) ومع استخدام مثبطات أيضية معينة فإن نشاط الـ IAA قد ثبت أنه مرتبط باستحداث لدونة (أو مرونة) جدار الخلية وانسبائها. وفي العادة هناك أربع مثبطات قد استخدمت في هذا الطراز من الدراسة وهم الأكتينومايسين د Actinomycin D والكلورمفينيكول Chloramphenicol - و ٨ - آزاجوانين 8-azaguanine والبيورومايسين puromycin، وهذه المثبطات الأربع تثبط التخليق الحيوي للـ RNA والبروتين. دعنا الآن نشرح الدراسة التي تستخدم فيها المثبطات الأيضية وذلك لتوضيح دور الـ IAA في انبساط الخلية.

فأقراص درنات الخرشوف التي تعيش لمدة ٢٤ ساعة في الماء قد وُجد أنها تستجيب لإضافة الـ IAA إليها مع زيادة ملموسة ومحسوسة في كمية نموها، وهذه الزيادة تكون مقرونة بزيادة جوهرية من تخليق RNA وبروتين جديدين. إلا أنه عند إضافة الأكتينومايسين - د (٥٠ مجم/متر) أو ٨ آزاجوانين (٨، ملليمول) في نفس الوقت مع إضافة الـ IAA فإن تأثير الأوكسين يكون معدوماً (51) (أنظر شكل ١٨ - ٣). وحقبة أن المثبطات الأيضية للتخليق الحيوي للـ RNA والبروتين في أقراص درنات الخرشوف تبين أن تأثير الأوكسينات على انبساط جدر الخلية يكون مقروناً ومرتباً ببناء الأحماض النووية، وقد ثبت بالملاحظات التجريبية باستخدام هذه المثبطات على أنواع عديدة من الأنسجة النباتية نفس هذه النتائج.

هذه النتائج تبين أن التأثير الأولي للأوكسينات يرتبط ويلازم المستوى الجيني، فجميع خلايا نبات معين تحتوى على مجموعة متكاملة من الـ DNA مميزة وخاصة بهذا النبات. وتكون جميع الجينات موجودة في هذا النبات ولكن ليس جميع هذه الجينات تكون نشطة في أى وقت - بمعنى أن كل خلية تحتوى على عدد من الجينات النشطة وعلى عدد آخر من الجينات غير النشطة (أى الموقوف نشاطها) (repressed genes) في نفس الوقت. وعلى ذلك فإننا نجد أن هناك اختلاف بين الخلايا التي تحتوى على نفس الجينات المتكاملة في أن هناك من الجينات ما يكون غير نشط أو كامن أو موقوف نشاطها (63).

تتضمن إحدى النظريات الشائعة أن الأوكسينات ربما بطريقة ما تستحث الجينات الموقوفة عن العمل (الكامنة) إلى النشاط وبالتالي تطلق وسادة الـ DNA (DNA template) - (أى مكان طبع الـ RNA) اللازمة لتمثيل وتخليق الـ RNA وربما يكون الـ RNA الجديد

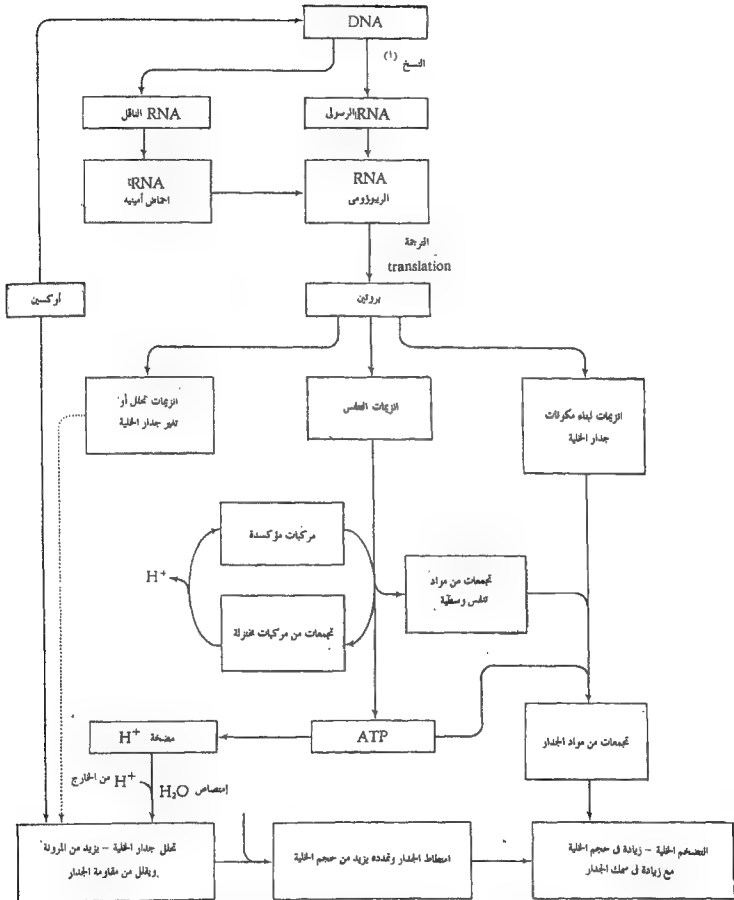


شكل ١٨ - ٣ : تأثير الأكتينومييسين D ، و ٨ - أزاجوانين 8-Azaguanine على فعل الـ IAA المشجع للنمو في أقراص درنات الخرشوف خلال أعمارها المختلفة .

From L.D. Nooden. 1968. Plant Physiol. 43:140.

والناتج من هذا الفعل هو الـ RNA الرسول (m RNA) والذي يؤدي إلى إنتاج واحد أو أكثر من الإنزيمات والتي بالتالي تزيد من مرونة جدار الخلية وانسائها . وقد أيدت هذه النظرية بما تم الحصول عليه من نتائج والتي ظهر أن نمو قطاعات غمد ريشة الشوفان قد زاد عندما عُولمت القطاعات بإنزيم بيتا ١ ، ٣ جلوكونيز β -1,3- gluconase والذي يحلل مائياً رابطة بيتا ١ ، ٣ جلوكوز في الجدر الخلوية لأغمد الريشة ، كما وجد أيضاً أن إنزيمات الهيمسيليوليز والألفرتيز وبكتين ميثيل إستريز وأكسيديز حمض الأسكوربيك و (hemicellulase, invertase, pectin methylesterase and ascorbic acidoxidase) تعتبر كمكونات بروتينية للجدر الخلوية . وأخيراً فقد أثبت فان وماكلاكلان (23) Fan and Maclachlan أن إنتاج إنزيم السيليوليز Cellulase يمكن استحثائه بإضافة الـ IAA إلى نسيج السويقة الجنينية العليا للبصلة .

وهناك سلسلة من القصور في هذه النظرية وهي أن الأوكسين يسبب انبساط جدر الخلايا عن طريق استحثاث إنزيمات تكوين وتمثيل جدر الخلايا ومعدل إنتاج هذه الإنزيمات يكون من البطء بمكان وهذا يتناقض مع ملاحظات الباحثين في أن الزيادة في



شكل ١٨ - ٤ : نتائج وأحداث في التمدد والانتعاش الخلوي والعلاقات المحتملة لفعل الأوكسين .

(١) المقصود بها هنا هي عملية نسخ الـ RNA الرسول الذي يتم عن طريق الـ DNA

معدل النمو نتيجة للمعاملة بالـ IAA يكون في خلال عشر دقائق أو أقل ، وعلى العكس من ذلك فإن التغير في مستوى البروتين الذى يعقب المعاملة بالـ IAA يأخذ وقتاً أطول من عشر دقائق . وكما أشرنا من قبل فإن معدل الزيادة الأولية لمعدل النمو ما هى إلا جزء من نظام الاستجابة السريعة (rapid response system) . أما عملية تخليق الإنزيمات ما هى إلا جزء من نظام الاستجابة على المدى الطويل (long-term response system) .

وليس من الضروري أن يكون نظامى أو مكافئ تأثير الأوكسين يتغير بالتبادل ، فإن الاستجابة السريعة للأوكسين من الممكن أن تعود إلى إعادة تكوين البروتينات تحت تأثير الأوكسين على بناء البروتين الضرورى ليحل محل البروتين اللازم لعملية الاستجابة على المدى الطويل . كما أن الاستجابة السريعة من الممكن أن تعمل مع فعل الأوكسين فى تنشيط جذب أو شطف أيون الأيدروجين . وطبقاً لهذه النظرية فإن مواد الجدر الخلوية تستمد أولاً من « الغدير الخلوى » "Cellular pools" (أى من احتياطي المواد الخلوية الأيضية) أو من احتياطي المخزون الخلوى وتلك تعطى مكونات جدر إضافية ، والبروتين الإنزيمى ، و الـ ATP وذلك لتعزيز النمو ، وشكل ١٨ - ٤ يوضح تخطيطاً لهذه الأفكار .

حركات نمو النبات Plant Growth Movements

(إصطلاحات Terminology)

إن أساس معظم الحركات تكمن فى النمو الخلوى ، وقد صنفنا هذه الحركات تبعاً لطبيعة المؤثر أو المُنْبِ stimulus ، واستجابة العضو النباتى الذى يتأثر باتجاه هذا المنبه ، وميكانيكية التوقيت الحيوى الداخلى endogenous biological timing mechanism ، والمستوى الخلوى للهرمونات النباتية .

الانتحاءات Tropisms : يطلق على حركات العضو النباتى التى تنشأ عن استجابته لاتجاه تدفق المنبه البيئى أو تدرج منحدر هذا المنبه البيئى بالانتحاء ، وعادة فإن اتجاه الاستجابة تتأثر مباشرة بهذا المنبه . واتجاه الانتحاء يتوقف على الحالة الفسيولوجية للخلايا وعلى مدى اتساع العلاقة بين المنبه والجزء النباتى المستجيب .

الحركات الانحنائية التأثيرية (الإيقاعية) Nastic movements : تلك الحركات يتحدد اتجاهها بمورفولوجية النبات (أى بتركيبه الظاهرى) . وهذا النوع من الحركة

لا يستلزم إتجاهه ناحية أو بعيداً عن المنبه . ولمس touch أوراق نبات الست المستحية (Mimosa)^(١) يعتبر مثالاً للحركات التي لا يستلزم حدوثها في اتجاه أو عكس اتجاه المنبه .

الحركة التأثيرية العلوية (أو الحركة التأثيرية السفلية) Epinasty (or hyponasty)^(٢): الحركة التأثيرية العلوية ما هي إلا استجابة لاختلاف معدلات النمو على السطحين للعضو النباتي وذلك بزيادة معدل النمو على السطح العلوي (أو زيادة معدل النمو على السطح السفلي في الحركة التأثيرية السفلية) عن السطح السفلي والذي ينشأ عنها انحناء إلى أسفل (ويحدث ذلك في عديد من أوراق الأنواع النباتية) . وربما ترجع الحركة التأثيرية العلوية هذه إلى اختلاف وجود الهرمونات النباتية على السطحين وتلك التي تمنع منبهات النمو ومثبطاته .

التدلى أو الميل اللولبي أو الحلزوني Nutations : تحدث تلك الحركة نتيجة لاختلاف معدلات النمو على الجوانب المختلفة للعضو النباتي . وهذا النوع الحلزوني أو اللولبي من النمو الذي يمكن تسجيله فوتوغرافياً (تصويرياً) على فترات زمنية time lapse photography من الممكن أن يتراكب أو يتداخل أو حتى يحو تلك المنبه الذي يحفز الانتحاء .

الساعة البيولوجية (حساب الزمن) المنظمة للنمو Biological clock (time-measuring) growth regulation : من الممكن في العادة أن تحدث حركات للأوراق وغيرها من الأعضاء النباتية خلال فترة زمنية معينة ومحددة حتى لو تعرضت النباتات إلى متغيرات الظروف البيئية من الجاذبية والضوء وغيرها . وهذه الحركات يمكن أن تكون دائرية ، على سبيل المثال الحركات اليومية الإيقاعية والتي تنظم بميكانيكية الساعة الحيوية ، وهذه الساعة الحيوية ربما تقع تحت الظروف الملائمة . (مثلاً الضوء الأحمر) .

(١) يتبع هذا الجنس العائلة البقولية Leguminosae وقد يعرف عربياً بجنس نبات الست المستحية نظراً لأن الأوراق حساسة للمس . وهذا النبات يعرف إنجليزياً بالنبات الحساس Sensitive Plant أو النبات الخاضع Hamble Plant خاصة النوع (M. pudica) وهو ينمو في بعض الدول العربية .

(٢) epi بادئة لا تينية تعني على أو فوق؛ أما hypo فهي بادئة لاتينية تعني أسفل أما كلمة nasty فهي كلمة لاتينية تعني المقرب المضغوط أما كلمة epinasty فهي تعني الحركة التأثيرية العليا للعضو النباتي- وذلك يرجع إلى أن الأسطح العلوية تنمو بمعدل أسرع عن الأسطح السفلية ولذلك فإن كلمة epi هنا تعبر عن النمو العلوي وليس إلى الانحناء والعكس صحيح بالنسبة لـ hyponasty .

جدول ١٨ - ١ يوضح بعض الأمثلة عن حركات الانتحاءات والانحناءات التأثيرية ففى الانتحاء المائى أو الانحناء تحت تأثير الماء نجد أن الجنور لا تطلب أو تبحث عن الماء ولكنها تستجيب لإضافة الماء . وكذلك يمكنها أن تظهر نمواً فى تربة مروية تماماً أو بزيادة تدرج انحدار الباء وفى المساحات الأقل مقاومة (كما هو الحال فى أنابيب الصرف) .

جدول ١٨ - ١ : إضافة البادئة الدالة والمعبرة عن حركتى الانتحاء أو الانحناء التأثيرى طبقاً للتركيب البادئة والانتحاء الحركى الذى يمكن أن ينشأ

المبه	الانتحاء	الحركة الانحناء تأثيرية
الجاذبية gravity	الانتحاء الأرضى* geotropism*	حركة الانحناء التأثيرى ضوئية photonasty
الضوء light	الانتحاء الضوئى* phototropism*	حركة الانحناء التأثيرى ظلامية* nyctinasty*
الظلام darkness.		حركة الانحناء التأثيرى حرارية thermonasty
درجة الحرارة temperature	الانتحاء الحرارى thermotropism	حركة الانحناء التأثيرى لمسية thigmonasty*
اللمس touch	الانتحاء اللمسى thigmotropism	حركة الانحناء التأثيرى كيميائية chemonasty
الكيمائيات chemical	الانتحاء الكيمائى* chemotropism*	حركة الانحناء التأثيرى مائية hydrónasty
الماء water	الانتحاء المائى hydrotropism	

* تمثل معظم الحركات الملحظة على نطاق واسع . والحركات الأخرى (التى لم توضع عليها علامة) تبين البادئة والانتحاء الحركى الذى يمكن أن ينشأ

الانتحاء الضوئى Phototropism: عندما يتعرض النبات النامى للضوء من جانب واحد فإنه ينتحى جهة الضوء ، وانتحاء النبات ينتج بسبب استطالة الخلايا التى توجد بالجانب المظلم أو المظلل بمعدل أكبر من الخلايا بالجانب المضاء وهذا الاختلاف فى الاستجابة لمعدل النمو للنبات بسبب الضوء يسمى الانتحاء الضوئى phototropism . وهو ناتج عن التوزيع غير المنتظم للأوكسين ، حيث أن التركيز الأعلى لهرمون النمو يوجد فى الجانب المظلل .

ودراسة نظام انتحاء النبات للضوء هى عملية معقدة ، وذلك لأن الاستجابة تختلف باختلاف كثافة الضوء . ووجد دوباى ونيرنبرج (21) Du Buy & Nuerenberg أن الاستجابة الانتحاء ضوئية لعمد ريشة الشوفان لكثافات مختلفة من الضوء من جانب واحد ينتج عنه انتحاء سالب واحد وثلاثة انتحاءات موجبة . وإذا استعملت الكثافة

الضوئية المناسبة فإن غمد ريشة الشوفان تنحني فعلاً بعيداً عن مصدر الضوء (انتحاء سالب) . وسنحصر أنفسنا عند مناقشتنا في النوع الأول من الانتحاء الموجب حيث أن معظم الأبحاث في هذا المقام عن الانتحاء الضوئي قد عرفت تماماً .

وتقول نظرية كولودنى - ونت Cholodny- Went أن هناك تركيز أعلى من الأوكسين في الجانب المظلم عن الجانب المضيء لغمد الريشة المعرضة للإضاءة من جانب واحد . وهذا التوزيع غير المنتظم للأوكسين يمكن أن يكون نتيجة لأن الضوء يحفز عدم نشاط الأوكسين في الجانب المضاء أو أن الضوء يعمل على انتقال الأوكسين جانبياً من الجانب المضاء إلى الجانب المظلم أو تثبيط الانتقال القاعدى للأوكسين . والملاحظات المتداولة لا تميل إلى التفسير بأن الضوء يعمل على عدم نشاط الأوكسين . إلا أن الضوء إما أن يعمل على انتقال الأوكسين من الجانب المضاء إلى الجانب المظلم أو أن يعمل على تثبيط الانتقال القاعدى ويعتبر ذلك أكثر قبولاً كأساس لميكانيكية توزيع الأوكسين في السيقان أو الأغصان .

« الانتحاء الأرضي » Geotropism : إذا وضعنا بادرة كاملة في وضع أفقى فإنها سوف تستجيب لتأثير حقل الجاذبية الأرضية بنظام نمو خاص ، والسيقان تحت هذه الظروف سوف تنحني إلى أعلى حتى تصبح رأسية مرة أخرى وكذلك فإن الجنود سوف تنحني إلى أسفل لكي تصبح رأسية كذلك ، لذلك فإننا نطلق على الساق أنه عضو ذو انتحاء أرضى سالب بينما نطلق على الجذر أنه ذو انتحاء أرضى موجب وبالتالي فإن إدراك أو إحساس الجزء الباقي للجاذبية الأرضية ربما تنتج عنه اتجاهات أو انحناءات مختلفة كاستجابة لتأثير الجاذبية الأرضية . والجنود والسيقان الابتدائية تكون موجبة وسالبة للجاذبية الأرضية على التوالي أما الجنود والسيقان الثانوية فإنها غريبة أو شاذة في انتحاءها الأرضى Plagiogeotropic حيث أنها تنمو إلى وضع يعمل زاوية منفرجة مع الجاذبية الأرضية - والريزومات يمكن أن يطلق عليها محايدة للانتحاء الأرضى diageotropic لأنها تنمو أفقياً .

نظرية كولودنى - ونت والانتحاء الأرضى Cholodny- Went theory and geotropism : تعتبر نظرية كولودنى - ونت Cholodny- Went منطقية في تفسير

الانتحاء الأرضي والانتحاء الضوئي حيث افترض كولودنى (Cholodny 13,14) ووينت (66) Went أن الاختلاف في معدل النمو الناتج عن وضع الساق أو الجذر في وضع أفقي راجعاً إلى تراكم أو تجمع الأوكسين على السطح السفلي وتراكم الأوكسين هذا على الجانب السفلي للساق الموضوعة أفقياً يسرع من النمو على هذا الجانب السفلي وينتج عن ذلك انحناء الساق إلى أعلى (انحناء أرضي سالب) . وهذه النظرية التي تفسر انتحاء الساق يبدو أنها ما زالت صحيحة . وعلى العكس فإن الجذر الموضوع أفقياً يظهر انتحاءاً موجباً للجاذبية الأرضية عندما يتركز الأوكسين على الجانب السفلي للجذر .

وتبعاً لنظرية كولودنى - ونت Cholodny-Went فإن الجذور تكون أكثر حساسية للـ IAA عن السيقان وأن تركيز IAA الذى يشجع استطالة خلايا الساق يكون في نفس الوقت مثبط لاستطالة خلايا الجذور . وعملية تراكم الأوكسين على الجانب السفلي للجذر الموضوع أفقياً يعمل على تثبيط استطالة خلايا هذا الجانب . وتركيز IAA في خلايا الطبقة العليا للجذر من الممكن أن يقل إلى المستوى المنشط لاستطالة خلايا الجذر .

وعملية تثبيط استطالة خلايا الجذر بواسطة الأوكسين من الممكن أن تكون راجعة إلى أن الأوكسين يشجع تكوين الإثيلين (71) . وعندما يرتفع تركيز الأوكسين إلى تركيز عالى نسبياً أو إلى مستوى جرعة معينة يبدأ تخليق الإثيلين ووجوده يؤثر على هذا الانتحاء الأرضي . إلا أن السيقان تبدو أنها غير حساسة للإثيلين فيما يختص بالانتحاء الأرضي . ومحصلة التأثير المثبط لاستطالة خلايا الجانب السفلي مع التنشيط البسيط لاستطالة خلايا الجانب العلوى ينتج عنه انتحاء المجموع الجذرى إلى أسفل . وسوف نسرّد فيما بعد وجهات وآراء مختلفة عن دور الأوكسينات ومثبطات النمو على الانتحاء الأرضي الموجب للجذور . ومن الجائز أيضاً أن قوة الجاذبية الأرضية تؤثر على الانتقال الجانبي لعوامل منظمة للنمو بالإضافة إلى الأوكسينات .

الإحساس بالجاذبية Perception of Gravity : إن أبسط تفسير عن إدراك أجزاء النبات المختلفة للجاذبية الأرضية مبنى على الاختلاف في التوزيع الطبيعي للمكونات الخلوية كنوع من الاستجابة لقوة الشد والجذب للجاذبية الأرضية . وعلاوة على ذلك فإن دراسات عديدة أوضحت أن تأثير الجاذبية الأرضية على الانتقال الجانبي ينتج عنه

عملية انتقال نشطة (33, 67). هذا وإذا حدث الانتقال النشط فإننا لا نستطيع إدراك الاستجابة للجاذبية الأرضية للنبات تحت الظروف الغير هوائية . وقد أوضحت بعض الدراسات عدم الاستجابة للانتحاء الأرضي في النبات تحت الظروف اللاهوائية بينما توصلت أبحاث أخرى إلى عكس ذلك (33,67). ويعتقد بعض الباحثين أن هناك أجسام يطلق عليها الاستاتوليثات^(١) statoliths والتي تتحرك داخل النبات تحت تأثير الجاذبية الأرضية وهي المسئولة عن عملية الانتقال الجانبي للأوكسين في حالة الانتحاء الأرضي (35, 41, 42) ولكن كيف تؤثر حركة هذه الأجسام في عملية الانتقال الجانبي للهرمونات النباتية فإنه أمر غير واضح حتى الآن .

« نظرية الجسم الموازن » statolith theory : هو جسم يتغير مكانه في الخلية النباتية أو

العضو النباتي نتيجة لتغير اتجاه محور العضو النباتي وذلك تبعاً لاتجاه قوة تأثير الجاذبية الأرضية . ولقد اقترح تواجد هذه الأجسام العالم بارثهولد Barthold عام ١٨٨٦ م . وأخيراً اقترح هابرلاند (31) Haberland أن الخلايا التي تحتوي على هذه الأجسام الموازنة تسمى Statocysts or statocytes^(٢) وتوجد في المناطق الحساسة من النبات مثل خلايا قلنسوة الجذر root cap cells وقمم غمد الريشة - وأندودرمس الجذر - والجزء المغلف للحزم الوعائية للسويقات الجنينية العليا والسفلى وكذلك الأوراق الحديثة السن . ويتقدم الأبحاث فقد أصبح أن الأجزاء المترسبة لها كثافات أعلى أو أكبر من بروتوبلازم الخلية ، فقد استطاع أودس (4) Audus عام ١٩٦٢ أن يتوصل إلى أن حبيبات النشا (أو الأميلوبلاست^(٣) تكون كبيرة بدرجة كافية لتأخذ دوراً أو ترتبط بعملية الاستجابة للجاذبية الأرضية كما أضاف إلى أن الأجسام الموازنة هنا ليست ريبوزومات أو أجزاء صغيرة وذلك لأن ترسيبها تحت تأثير الجاذبية الأرضية يكون بطيئاً جداً . وباستثناء حالات قليلة جداً نجد أنه حتى النباتات التي لا تتخلق النشا المخزن لا تزال تحتوي على أجسام موازنة من الأميلوبلاست في قلنسوة الجذر وفي غمد الحزم الوعائية .

(١) Statoliths هي أجسام صلبة أو شبه صلبة توجد في غدد خاصة في الحيوان وقد اقترح علماء النبات وجودها أيضاً في النبات وهي تعمل على الاتزان .

(٢) معنى الخلايا الموازنة .

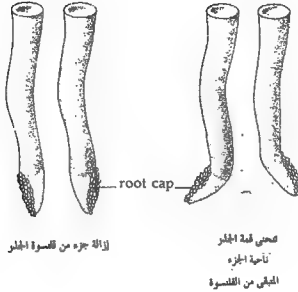
(٣) أى البلاستيدات النشوية

وكيفية ترسيب هذه الأجسام الموازنة وعلاقة ذلك بتوزيع منظمات النمو غير معروف ، وأيضاً هناك بعض الأفكار التي ترجع إلى عملية توزيع الهرمونات قد تم اختبارها ، وعلى سبيل المثال أحد هذه الأفكار تفترض أن الجاذبية الأرضية قد تسبب استقطاباً للأغشية الجانبية وتسبب الانتقال الجانبي للهرمونات وبالتالي ينتج عنه انسياب أو تدفق لهذه الهرمونات في اتجاه واحد من خلية إلى أخرى . وهناك اقتراح آخر يقول أنه أثناء عملية إعادة ترتيب أو تنظيم أو توجيه الخلايا للجاذبية الأرضية فإن الفجوة الخلوية ربما تطفو في سيتوبلازم الخلية وأن الطبقة السميكة من السيتوبلازم تكون في اتجاه القاعدة ربما يفسر ذلك زيادة تركيز الأوكسين في الطبقة السفلى للعضو النباتي الموضوع أفقياً^(١).

« الانتحاء الأرضي ، والأوكسين والمنبطات : Geotropism, auxin and inhibitors »

inhibitors : أوضحت الملاحظة الجارية الآن أن نظرية كولودنى - ونت Chododny Went theory والتي تفسر الانتحاء الأرضي للجنذور ببساطة نتيجته لاختلاف تركيز الأوكسين أنها تختلف في بعض الأحيان . دعنا ننظر إلى بعض الملاحظات الحديثة فبالرغم من أن IAA موجود في قمم الجنذور (58) فإن انتقاله إلى أعلى في الجنذور يكون كبيراً (58) . وقد أصبح واضحاً أن عملية الانتحاء الأرضي للجنذور تتحكم فيها قنسنوة الجنذور (38) . فعند إزالة قمة الجنذور فإن معظم الانتحاءات الأرضية لا تتم (38) . أما عند إعادة تكوين القنسنوة مرة أخرى فإن الانتحاء الأرضي للجنذور يبدأ مرة أخرى . وعند إزالة نصف قنسنوة قمة جذر نبات الذرة فإن الجنذور (الموصوعة أفقياً أو رأسياً) تنمو متحنية تجاه الجانب الذي يوجد به نصف قنسنوة الجنذور (أنظر شكل ١٨ - ٥) . علاوة على ذلك فإن معدل نمو جنذور الذرة تزداد بعد إزالة قنسنوة الجنذور . وأيضاً فإن وضع قنسنوة جذر الذرة على قمة جذر العدس فيحدث نقص في استطالة الجذر (أنظر (58) . هذه الملاحظات وغيرها لا يتسع المجال لذكرها ويمكن أن نستنتج منها أن منبطات النمو يمكن أن تتبع في قنسنوة جذر الذرة ، وهذا المنبط من المحتمل أن يكون حمض الأبسيسيك (ABA) الذي ينتقل قاعدياً في مناطق الاستطالة ومن خلال تأثير الجاذبية الأرضية (من المحتمل خلال أجسام الموازنة أو ميكانيكية الإدراك الحسي للجاذبية) فيمكن أن يترآم ويثبط استطالة الخلايا للجانب السفلي للجنذور الموضوع في

(١) حيث أن الأوكسين يكون موجوداً في السيتوبلازم .



شكل ١٨ - ٥ : اتجاه نمو الجذر بعد إزالة كجزء من قلمسوة الجذر في اتجاه الجزء المتبقى من قلمسوة الجذر .

وضع أفقى ويبدو أن هذا المثبط ليس متخصصاً بنوعية النبات .

وعلى ذلك فإن تزايد مؤيدى نظرية المثبطات يدعم الفكرة بأن نمو الجذور والانتحاء الأرضى تُنظم بالانتقال القاعدى للمثبط (من المحتمل حمض الأبسيسك ABA) الذى ينتج فى قمة الجذر ويحل محله بواسطة الجاذبية الأرضية الأوكسين الذى يظهر فى قاعدة الجذر - والمخرج الوحيد لنظرية كولودنى - ونت Cholodny-went هو فكرة أن الأوكسين ليس مثبطاً للنمو فإن تأثيره كمنشط للنمو يعتمد على تجمعه فى قمة الجذر عن طريق الانتقال القمى ، أما فيما يخص المثبط (ABA) فإنه ينتقل قاعدياً ويتوزع بتأثير بعض عوامل ميكانيكية الجاذبية بحسية معينة .

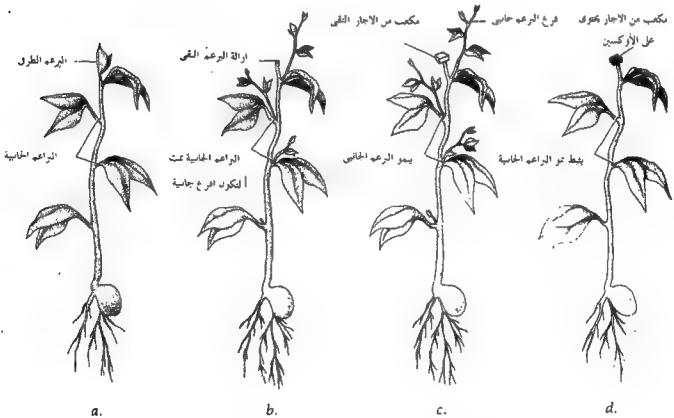
السيادة القمية Apical Dominance

قبل اكتشاف تنظيم نمو النبات بواسطة الهرمونات تمكن علماء النبات من ملاحظة سيادة النمو القمى على النمو الجانبى فى عديد من الأنواع النباتية . كما لاحظوا أن البرعم القمى أو الطرفى لعدد من النباتات الوعائية يبلو نشاطاً بينما البراعم الجانبية تظل غير نشطة ، وشاهدوا نفس الظاهرة عند نمو الأفرع الجديدة لعدد من أنواع الأشجار . وفى الحقيقة فإن خصائص وطرز شكل النمو لعدد من الأنواع النباتية يعكس تأثير

السيادة القمية . فالنباتات التى تنمو طويلاً والغير متفرعة تظهر تأثيراً قوياً للسيادة القمية بينما النباتات القصيرة والشجرية تظهر تأثيراً ضعيفاً للسيادة القمية .

أن التأثير القوى للبرعم الطرفى على نمو البراعم الجانبية أمكن إثباته بسهولة بإزالة البرعم الطرفى للنبات . وعند غياب البرعم الطرفى فإن دفعة من النمو النشط تحدث للبراعم الجانبية . كذلك فإن البرعم الجانبى الذى يقترب من القمة النامية يظهر نوع من السيادة بعد فترة قصيرة على سائر البراعم الأخرى حيث يجعلها غير نشطة مرة أخرى .

وأول دراسة تبين أن السيادة القمية تحدث نتيجة لأن الأوكسين ينتج فى البرعم الطرفى ثم ينتقل إلى أسفل خلال الساق هى التى قام بها سكوج وثمان & Skoog Thimann (62) حيث وجدوا أن إزالة البرعم الطرفى لنبات الفول ثم يوضع مكانه مكعب من الآجار ينتج عنه كما هو متوقع نمو البراعم الجانبية وعندما وضع مكعب من الآجار يحتوى على IAA مكان البرعم الطرفى عمل على تثبيط نمو البراعم الجانبية كما لو كان البرعم الطرفى موجود (أنظر شكل ١٨ - ٦) .

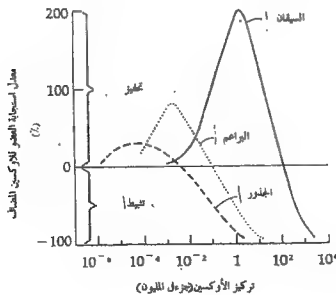


شكل ١٨ - ٦ : تأثير إزالة البرعم الطرفى والأوكسين على نمو البرعم الجانبى .

وطبقاً لتجارب كل من سكوج وثمان **Skoog & Thimann** فقد لاحظ العلماء أن البرعم القمي يحتوى على كمية أكبر من الأوكسين عن البراعم الجانبية . وأدت هذه الحقيقة بدون شك إلى إجراء تجارب على نبات الفول . وأصبح علماء الفسيولوجى غير قادرين حتى اليوم على وضع تفسير عن عملية تثبيط تنشيط البراعم الجانبية بكمية قليلة من الأوكسين عن تلك الموجودة فى البرعم القمى بل ظلت المشكلة أكثر تعقيداً حيث أدى التركيز العالى نسبياً من الأوكسين إلى زيادة نمو البرعم الطرفى .

وبالرغم أن مشكلة السيادة القمية كان من الصعب تفسيرها فقد أدت إلى ظهور كثير من الافتراضات فى عالم النبات . وافترضت عديد من النظريات بدرجات مختلفة من القبول حتى اقترح ثيمان **Thimann** فى عام ١٩٣٧ أن البراعم الطرفية تستجيب لتركيز الأوكسين بنفس الطريقة التى تستجيب بها كل من الجذور والمجموع الخضرى أى لكل من التركيز المنخفض والمثلث والعالى (64) . فعند زيادة التركيز للأوكسين حتى التركيز العالى يحدث تثبيط للنمو (أنظر شكل ١٨ - ٧) . ولقد أشار ثيمان **Thimann** إلى أن البراعم الجانبية أكثر حساسية للأوكسينات عن السيقان حيث أن تركيز الأوكسين الذى يسبب تنشيطاً لنمو الساق يكون مثبطاً لنمو البرعم الجانبى . ولقد كانت هذه النظرية عموماً مقبولة بالرغم من أنها لا زالت تعجز عن تفسير لماذا نجد البرعم الطرفى يكون أقل حساسية للأوكسينات وذلك لموضعه على قمة ساق النبات .

وليس فقط البرعم الطرفى هو المصدر الوحيد للأوكسينات ولكن الأوراق الحديثة السن تنتج أيضاً الأوكسينات ويمكن معرفة أن الأوكسينات الناتجة من هذه الأوراق ربما تثبط نمو البرعم الجانبى (52) .



شكل ١٨ - ٧ : مبيحات التركيز - الاستجابة ، يوضح تأثير التركيزات المختلفة على نمو ثلاث أعضاء نباتية .

From L.J. Audus, 1959.
Plant Growth Substances.
New York: Interscience Publishers.

وهذا التفسير للسيادة القمية قد واجه كثير من الانتقادات . على سبيل المثال الدراسات التي أجريت على نبات الليمج (*Lilac (Syringa vulgaris)*)^(١) أظهرت أن كمية الأوكسين القليلة الناتجة من الأوراق المسنة لهذا النبات لها تأثير كبير على تثبيط نمو البراعم الجانبية عن البرعم الطرفي الغنى بالأوكسين (10) . بالإضافة إلى ذلك فإن تثبيط البرعم الجانبى لا يحدث فقط في البراعم التي في ابط الأوراق المسنة على الساق ولكن أيضاً أعلى هذه الأوراق . وبسبب تأثير تحرك الأوكسين لأعلى على نمو الساق فإن شامبجنات (10) Champagnat قد اقترح أن الأوكسين ربما لا يدخل في عملية السيادة القمية ولكن كما شرحنا سابقاً فإنه قد أمكن إثبات حدوث الانتقال غير القاعدى للأوكسين في عديد من الحالات لذلك فإن هذا يجعل من المحتمل أن يكون للأوكسين تأثير في الاتجاه العلوى من أماكن وجوده علاوة على التأثير إلى أسفل أيضاً .

وكان أكثر الاعتراضات إثارة على نظرية ثيمان Thimann الخاصة بالسيادة القمية هو اعتراض جريجورى وفيل (28) Gregory & Veal . فلقد أمكنهم من وضع تفسير للسيادة القمية من ناحية تغذية النبات وذلك من خلال نتائجهم المدهشة وهى أن تأثير الأوكسين على نمو البراعم الجانبية يتحكم فيها أو تنظمها الحالة الغذائية للنبات . فإذا أعطى نبات الكتان احتياجاته الغذائية من عنصر النتروجين بدرجة كافية خلال مراحل نموه ففى هذه الحالة عند أقصى نمو للنبات فإنه لا يمكن تحقيق أو إثبات تثبيط نمو البراعم الجانبية عن طريق إضافة الأوكسينات . بينما إذا كان نبات الكتان تحت ظروف تغذية نتروجينية غير كافية فإن تأثير الأوكسين على تثبيط نمو البرعم الجانبى يمكن تحقيقها بسهولة .

إنشائية الجذر Root Initiation

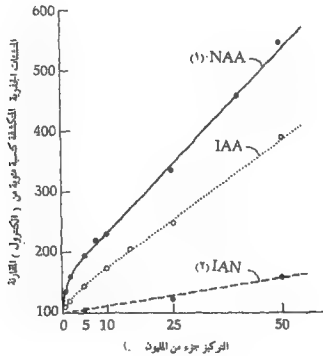
إن إزالة القمة النامية للمجموع الخضرى يعمل على تقليل معدل النمو لهذا العضو . وعلى العكس من ذلك فإن إزالة قمة الجذر لا تؤثر بالتالى على معد النمو (66) . وفى الحقيقة فإن إزالة أقل من ١ سم من قمة الجذر ينتج عنه نشاطاً معنوياً بسيطاً لمعدل النمو (13) . بينما إعادة وضع قمة الجذر يعمل على إعاقه نمو الجذر (14 : 1) .

والسؤال المتوقع هل فعل الأوكسينات هى ظاهرة مختلفة فى تنور عند مقارنتها بالسيقان . وفعل الأوكسينات فى الجذور مشابهة لفعلها فى السيقان ولكن نفس تركيز

يتبع هذا النبات عائلة *oleaceae* ويستخدم هذا النبات كبسات زينة وتستخدم أزهاره فى ترويح الحولى والفظائر والمواد الغذائية المشابهة . وكلمة *Syringa* يونانية تعنى الأنبوبة ولا يمت ذلك بصلة للنبات أما كلمة *vulgaris* فهى تعنى العادى أو الشائع .

الأوكسين الذى يعتبر منشط لنمو الساق يكون مثبطاً لنمو الجذر . وبعبارة أخرى فإن الجذور تكون أكثر حساسية للأوكسينات عن السيقان (أنظر شكل ١٨ - ٧) وأن هناك تنشيط حقيقى لاستطالة الجذور ممكن أن يحدث عند استعمال تركيز منخفض بدرجة كافية من الأوكسين (20, 36) .

وعند إضافة تركيزات عالية نسبياً من IAA إلى الجذر ليس فقط معناه أنها تعوق استطالة الجذر ولكنها تسبب زيادة ملحوظة في عدد تفرعات الجذور . وإضافة IAA في عجيبة اللانولين إلى قمة ساق حديث تشجع معدل تكوين الجذور وعدد الجذور المتكونة . وهذا الإكتشاف ليس فقط له أهمية علمية فحسب ولكنه فتح الباب إلى إضافة IAA على نطاق تجارى لتنشيط إنشاء الجذور على العقل للنباتات الإقتصادية وشكل ١٨ - ٨ يوضح تأثير IAA وكذلك اثنين من الأوكسينات المختلفة على تكوين الجذور في بادرات الفاصوليا .



شكل ١٨ - ٨ : منحنيات « التركيز الاستجابة » توضح تأثير ثلاث من الأوكسينات على تحفيز تكوين منشآت الجذر في بادرات الفاصوليا .

From L.C. Luckwill, 1956, J. Hort. Sci. 31:89. Redrawn from L.J. Audus, 1959, Plant Growth Substances, New York: Interscience Publishers.

(١) نفثالين حمض الخليك NAA = naphthaline acetic acid

(٢) أندول أستيرونيتريل IAN = Indoleacetonitryl

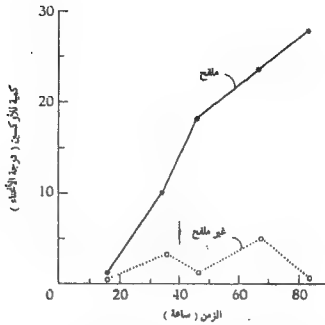
الثمار اللابذرية Parthenocarp

عملية التلقيح والذي يعقبها الإخصاب للبويضة في الزهرة يتبعها عمليات النمو المعقدة المختلفة التي تستمر حتى تحدث عملية عقد الثمار . جدار المبيض وفي بعض الحالات فإن الأنسجة المرتبطة بالتخت receptacle يحدث لها عملية إسراع في النمو ومعظم هذه السرعة في النمو لهذه الأنسجة تكون نتيجة لاستطالة الخلية والناجمة عن وجود الأوكسينات .

والتلقيح والإخصاب في بعض الأحيان يكون مرتبطاً بنمو الثمار الذي ربما يكون ناتجاً عن انطلاق منه من نوع معين . واثمائية الثمار مع عدم حدوث التلقيح ممكن حدوثها أو هو أمر شائع الحدوث في عالم النباتات. واثمائية الثمار بهذه الطريقة يسمى إثماء لا بذري Parthenocarpic development وأن الثمرة الناتجة يطلق عليها ثمرة لا بذرية Parthenocarpic fruit .

وفي عديد من الحالات فإن نمو الثمار لا يمكنه الحدوث إذا لم تتم عملية الإخصاب . كيف يمكن لعملية إخصاب البويضة أن تعمل على تنبيه واستجابة معينة لحدوث العقد ؟ في عام ١٩٠٢ أثبت ماسارت (46) Massart أن انتفاخ جدار مبيض زهرة الأوركيد orchids يمكن أن ينشط بواسطة حبوب لقاح ميتة . ثم جاء بعد ذلك فيتنج (24) Fitting حيث لاحظ أن المستخلص المائي لحبوب اللقاح قادر على تثبيط أو منع عملية تساقط الأزهار وينشط من عملية انتفاخ جدار المبيض لزهرة الأوركيد . ولهوامل ترجع إلى عدم الإقبال على مثل هذا النوع من البحث أو إلى تعقيد عملية البحث فإن مشكلة تفسير ظاهرة نمو الثمار اللابذرية ظلت كامنة على هذا الوضع أكثر من ٢٠ سنة . وفي عام ١٩٠٢ أثبت ماسارت (46) Massart أن انتفاخ جدار مبيض زهرة الأوركيد حبوب اللقاح إلى أزهار الخيار Cucumber وتحليل هذا المستخلص وجد أنه يحتوي على الأوكسينات . وأخيراً تمكن جاستفسون (29) Gustafson أن نمو الثمار اللابذرية من الممكن إحداثه بإضافة IAA إلى عجينة اللانولين إلى ميسم الزهرة .

ولقد لاحظ ميور (48) Muir أخيراً زيادة طارئة في كمية الأوكسين في مبايض نبات الدخان عقب عملية التلقيح مباشرة . ولكن بغياب عملية التلقيح لا يحدث أى زيادة في كمية الأوكسين أنظر شكل ١٨ - ٩ . كما لا حظ أيضاً أن زيادة نمو أنبوبة اللقاح تسبب زيادة في كمية الأوكسين المستخلص في قلم نباتات الدخان وهذه الظاهرة جعلته يقترح أن هناك إنزيم معين يمكن أن يحرر بواسطة أنبوبة اللقاح التي ينتج عنها تحرير



شكل ١٨ - ٩ : زيادة محتوى الأوكسين المستخلص في مبيض نبات الدخان الذي يعود إلى التلقيح .

From R.M Muir, 1942. Am.J. Bot. 29:716. Redrawn from A.C. Leopold, 1955. Auxins and Plant Growth; Los Angeles: University of California Press.

وإنتاج الأوكسين . وهذا الاقتراح أمكن تأكيده بواسطة لند (45) Lund الذي اقترح أن أنبوبة اللقاح تفرز إنزيم له القدرة على تحويل التريبتوفان إلى أوكسينات .

من المعروف أن الأوكسينات تلعب دورها في إنمائية الثمار ، وأن عملية التلقيح ونمو أنبوبة اللقاح والإخصاب كلها تؤدي إلى تدفق الأوكسين المسئول عن نمو الثمار على الرغم من أن كمية الأوكسين الموجودة في حبوب اللقاح غير كافية لكي تنتج التركيز العالي من الأوكسين في المبيض بعد الإخصاب . وعلى العموم فنمو أنبوبة اللقاح فإنه سوف يتحرر إنزيم مسئول عن تخليق الأوكسين ربما من بادئ له هو التريبتوفان .

إن تكوين الثمار اللابذرية طبعياً شائع في عالم النبات وهذا يدفع البعض إلى الاقتراح أن الأوكسينات لا يمكنها الاشتراك بعد تمام نمو الثمرة . بينما في مبايض بعض الأنواع القادرة طبعياً على إنتاج الثمار اللابذرية فإن المحتوى الأوكسيني يكون أكثر منه في مبايض الأنواع التي تحتاج إلى الإخصاب لكي تنتج الثمار (30) .

التساقط Abscission

عُرف تأثير الأوكسين الطبيعي على تساقط الأوراق عام ١٩٣٣ عندما أوضح ليباش (40) Laibach إن مادة ما في مستخلص نبات الأوركيد قادرة على منع حدوث عملية

التساقط . وهذه الملاحظة أمكن تأكيدها بواسطة لارو (44) LaRue الذى أثبت تأخير عملية التساقط بواسطة الأوكسينات المختلفة المحققة صناعياً على تساقط أوراق نبات الكولويس (Coleus)^(١) . ومنذ ذلك الحين تواردت المعلومات أن أندول - ٣ - حمض الخليك (IAA) له دور كبير في التحكم في عملية تساقط الأعضاء النباتية (3) .

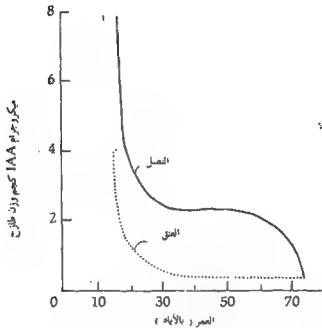
وقبل حدوث عملية تساقط الأعضاء النباتية تتكون طبقة من الأنسجة في قاعدة العضو النباتي ويمكن بسهولة تمييز هذه الطبقة عن الخلايا المحيطة بهذا النسيج ويطلق على هذه الطبقة من الخلايا بمنطقة التساقط (الانفصال) abscission zone وجدر خلايا هذه المنطقة تكون سميقة وتكون فقيرة في محتواها من اللجنين والسوبرين (59) . وفي معظم الحالات يحدث عديد من الانقسامات قبل حدوث عملية الانفصال بالرغم من أن الانفصال في غياب عملية الانقسام للخلايا أمكن ملاحظته في عديد من الأنواع (3) .

وهناك ثلاثة طرق لإذابة الجدر الخلوية من المحتمل أن تكون السبب في عملية التساقط وفي بعض الأحيان فإن الصفیحة الوسطية تلوب بين طبقتين من الخلايا مع بقاء الجدر الابتدائي أو أن الصفیحة الوسطية والجدر الابتدائي يحدث لهم ذوبان معا وفي حالات قليلة فإن الخلية بأجمعها يحدث لها ذوبان .

ما هي الأسباب التي تؤدي إلى تساقط الأعضاء النباتية ؟ فمن المعروف جيداً أن نصل الورقة ممكن أن يسبب لفترة قصيرة تساقط عنق الورقة . وكما ناقشنا سابقاً أن أحد أماكن تخليق الأوكسين هي أوراق النبات والتي منها ينتقل الأوكسين إلى الساق عبر عنق الورقة . لذلك فإن الأوكسينات يمكن أن تكون عامل يتحكم في عملية التساقط كما هو مبين بواسطة كل من سوجي وأديكوت وسويتسي (61) Shoji, Addicott and Swets . ولقد أوضح هؤلاء العلماء زيادة المحتوى الأوكسيني في أنصال الأوراق الحديثة السن لنبات الفاصوليا بالمقارنة بما هو موجود في أعناق الأوراق ولكن بتقدم عمر الورقة فإن المحتوى الأوكسيني للنصل يتناقص إلى مستوى يقارب الموجود في أعناق الأوراق (أنظر شكل ١٨ - ١٠) عند هذه النقطة فإن الأوراق يصفر لونها وتبدأ في التساقط .

وشيوخوخة الورقة إذن هي إحدى مبادئ التساقط . بالإضافة إلى الاختلاف في الهرمونات النباتية فإن العمليات الداخلية للشيوخوخة يبدو أنها تتأثر مباشرة بالتغير في طول الفترة الضوئية (نقص فترة التعرض للضوء) والتي تتميز بها المناطق الشمالية من

(١) يتبع هذا النبات العائلة الشفوية Labiate وهو نبات زينة يزرع من أجل أوراقه الجميلة المنظر وكلمة Co-leus هي كلمة يونانية تعني الغمد ويرجع ذلك إلى الأنبوبة السدائية الواحدة .

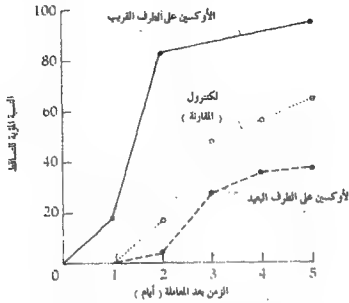


شكل ١٨ - ١٠ : نقص كمية الأوكسين المستخلص في أنصال وأعناق أوراق الفاصوليا وعلاقته بالعمر .

From K. Shoji et al. 1951. Plant Physiol. 26:189

الكرة الأرضية . وعلاقة طول فترة الإضاءة اليومية بالتساقط وكذلك علاقة التغيرات المرتبطة بالهرمونات النباتية غير واضحة . وأنه لمن الواضح أن الأوكسين الإثيلين يتحكم في عملية التساقط ووجودهما وكذلك تأثيرهما بالطبع مرتبط بالحالة الفسيولوجية وعمر الورقة . وعلى الرغم من أن هناك هرمون نباتي آخر وهو حامض الأبسيسيك (ABA) يشجع تساقط أوراق القطن فإن دراسات تمت على بعض النباتات الأخرى منذ ذلك الحين وأوضحت أن ABA ليس عاملاً نشطاً في عملية التساقط . وعلى ذلك فإن عديد من علماء الفسيولوجيا لا يعتبرون الـ ABA منظم أساسى لتساقط الأوراق .

ولفهم دور الأوكسينات في تساقط الأوراق لا بد لنا أن نتذكر تجارب أديكوت ولينش (2) Addicott and Lynch حيث اقترحا أن أهم عامل يتحكم في عملية التساقط هو ظروف تجمع الأوكسين عبر منطقة التساقط . ووجد أن إضافة IAA إلى عجينة اللانولين إما إلى الطرف القريب أو البعيد (من الساق) لأعناق أوراق الفاصوليا المنزوع أنصاها كان له أثر في تساقط هذه الأعناق . فبإضافته إلى الطرف القريب يشجع معدل التساقط بينما إضافة الأوكسين إلى الطرف البعيد من العنق يعيق هذا التساقط (أنظر شكل ١٨ - ١١) والتركيز الحرج لمنحنى الأوكسين عبر منطقة التساقط ربما يكون مهماً لمنع التساقط عن تركيز الأوكسين نفسه . وعلى ذلك لا يمكن أن يحدث



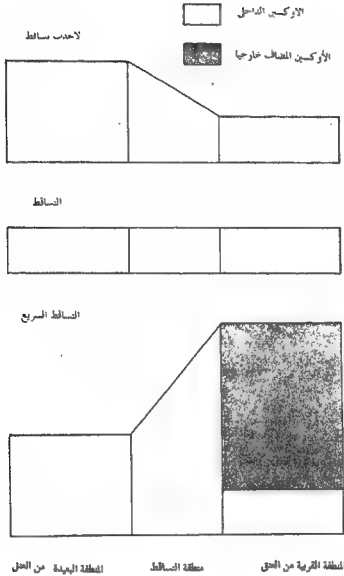
شكل ١٨ - ١١ : تأثير إضافة الأوكسين (١٠٥ مجم/لتر) على الطرف القريب والطرف البعيد على معدل التساقط في أعناق الأوراق المنزوعة الأنصال .

From F.T. Addicott and R.S. Lynch. 1951. Science 114: 688

التساقط عندما يكون منحنى الأوكسين عالى وهذا يعنى أن تركيز الأوكسين الداخلى عالى على الجانب البعيد من العنق وقليل على الجانب القريب من الساق في منطقة التساقط . كما وأن التساقط ممكن أن يحدث عندما يقل انحدار منحنى الأوكسين أو يصبح متعادل ومن الممكن أن يسرع عندما ينعكس منحدر الأوكسين . وشكل

١٨ - ١٢ يوضح هذه العلاقة تخطيطيا . وكما يجب أن نعرف أن روسيتر وجاكوبس (52) Rosseter and Jacobs وجدوا أنه في أوراق نبات الكوليوس (Coleus) الغير مفصولة يسرع عملية التساقط في الأعناق المنزوعة الأنصال . وذلك يوضح أن الأوراق المتصلة بالنبات (الغير منزوعة) تعتبر مصدراً للأوكسين في المنطقة القريبة من الساق للأعناق المجاورة . أيضاً وجدوا أن إضافة IAA إلى قمة عنق ورقة نبات الفاصوليا ذات زوج من الأعناق المتقابلة والمنزوعة الانصال يشجع تساقط الأعناق غير المعاملة (19,20)

ولكن أفكار أديكوت ولينش Addicott and Lynch عدلت أخيراً عن طريق شاتيرجي وليوبولد Chatterjee and Leopold (11,12,55) اللذين أوضحا أن نظرية منحنى كمية الأوكسين ليست كافية كتفسير علمي لفعل الأوكسين على تساقط الورقة . وهذان الباحثان أوضحا أن فعل الأوكسين التثبيطي على التساقط أو أن منحنى الأوكسين عبر منطقة التساقط أساسه هو عمر الورقة . وبعد تقدم الورقة في العمر فإن معاملة الطرف

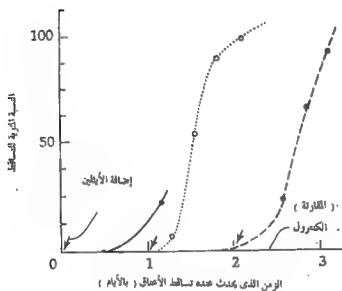


شكل ١٨ - ١٢ : العلاقة بين تدرج منحدر الأوكسين عبر منطقة التساقط وعملية التساقط .

Reproduced with permission, from F.T. Addicott and R.S. Lynch, The Annual Review of Plant physiology, Volume 6. © 1955 by Annual Reviews Inc.

البعيد للعنق يشجع التساقط وهذا التأثير الأخير من المحتمل أنه يرجع إلى أن الأوكسين يسبب تخليق الأثيلين . ولقد اقترح ليوبولد Leopold ومساعديه أن الورقة الصغيرة السن تأخذ فترة طويلة كقوة كامنة تثبيطية (الطور الأول للورقة) ولكن بتقدم عمر الورقة فإنها تفقد القدرة على التثبيط وبالتالي يحدث التساقط (الطور الثاني للورقة) .

إن أهم عامل مشجع على التساقط في الأوراق التي في طور الشيخوخة أو البلوغ يبدو أنه الإيثيلين . فعند تعريض النباتات إلى هواء يحتوي على غاز الإيثيلين بتركيز منخفض حوالى واحد جزء في المليون فإنه يحدث تساقط للأوراق الكبيرة السن (أنظر شكل ١٨ - ١٣) .



شكل ١٨ - ١٣ : تأثير إضافة الإيثيلين بتركيز ٢٥ جزء في المليون عند فترات زمنية مختلفة (أنظر الأسهم) على تساقط أعناق أوراق القطن .

From S.P. Burg. 1968. Plant Physiol. 43: 1503

والأوراق الصغيرة السن لكونها قادرة على إنتاج الأوكسين بتركيز عالى يمكنها مقاومة التساقط في وجود الإيثيلين . وكذلك فإن الأوراق الحديثة السن النشطة تنتج كمية كبيرة نسبياً من الإيثيلين والذي يمكن القول أنه ربما أن وجود الأوراق الحديثة السن يميل إلى الإسراع في تساقط الأوراق المسنة . الإيثيلين الناتج عن طريق الأوراق الصغيرة السن ربما ينتشر إلى الأوراق المسنة والتي تنتج الإيثيلين أيضاً ويسبب تساقط الأوراق المسنة . وقطع الأوراق الحديثة من على النبات يمكن أن يؤخر تساقط الأوراق المسنة وهذا التأخير من الممكن أن يكون راجعاً إلى خفض تركيز الإيثيلين حول الأوراق

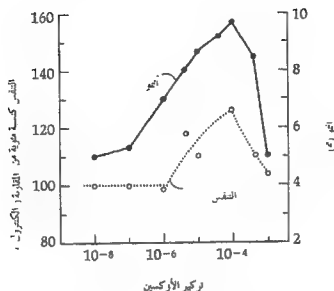
المسنة . ولكن تطويع الأوراق الحديثة السن ممكن أن يقلل من التنافس على التغذية . وحقيقة أن تفضيل تدفق الغذاء إلى الأوراق الحديثة بينما يستهلك في الأوراق المسنة قد يكون عاملاً مهماً بالمقارنة بتخليق الإيثيلين في أثناء تساقط الأوراق المسنة .

إن الأوكسين والإيثيلين يظهر أنهما الهرمونان الرئيسيان اللذين يتحكمان في عملية تساقط الأوراق . فيعتبر الإيثيلين عادة العامل النشط الرئيسي للتساقط في خلال المرحلة المبكرة ومرحلة النمو للأوراق وعدم تساقطها . وبتقدم عمر الورقة فإن إنتاج الأوكسين يميل إلى التناقص ولقد اقترح أيضاً أن السيتوكينينات هي هرمونات تعمل ضد الشيخوخة في الأوراق فمقدارها يتناقص وبالتالي فإن مسببات الشيخوخة تأخذ في الظهور . وعند إضافة السيتوكينينات مباشرة إلى طبقة التساقط فإن هذا يعوق حدوث الشيخوخة في هذه المنطقة ولكن إذا حقنت السيتوكينينات خارج منطقة التساقط فإن التساقط سرعان ما يحدث . وهذا التأثير ربما يرجع إلى التخزين أو عملية تأثير تراكم المواد الغذائية بواسطة السيتوكينينات . والإيثيلين ممكن أن ينشط أو يشجع عمليات التساقط في أنسجة أعناق الأوراق المسنة (الطور الثاني) . وعند إضافة الأوكسين في ذلك الوقت يؤدي إلى إسراع التساقط لأن الأوكسين يؤدي إلى تخليق زيادة من الإيثيلين .

والآن معروف أن الإيثيلين يشجع التساقط وذلك للتأثير المباشر لتشجيع تخليق إنزيم السيلوليز cellulase (إنزيم تحلل السيلولوز Cellulose- degrading enzyme) وتحرره من خلايا منطقة الانفصال . والإيثيلين الناتج من أعناق الأوراق يلعب دوراً في خلايا منطقة الانفصال عندما تتقدم هذه الخلايا في العمر أو تصل إلى حالة فسيولوجية خاصة .

التنفس Respiration

لاحظ جامز بونر James Bonner في عام ١٩٣٣ أن الأوكسين له تأثير منشط في عملية التنفس (7) . وهذا أدى إلى الاقتراح بأن نشاط الأوكسين يكون في وجود عملية أكسدة المواد الغذائية . ومنذ هذا العمل العظيم فإن عديد من الأبحاث بينت أن الأوكسين ينشط التنفس وعلى ذلك فإن هناك ارتباط بين زيادة النمو التي ترجع إلى المعاملة بالأوكسين وزيادة التنفس . وشكل ١٨ - ١٤ يبين عملية التنشيط بين استجابة عمليات النمو والتنفس لتركيزات مختلفة من IAA وأن أعلى استجابة للمنحنين حدثت عند نفس تركيز الأوكسين (IAA) تقريباً .



شكل ١٨ - ١٤ : تأثير تركيزات مختلفة من الأوكسين على معدل النمو والتنفس في قطاعات أعغام ريشة الليرة .

From R.C. French and H. Beevers. 1953. Am. J. Bot. 40:660

وعلماء الفسيولوجيا ما زالوا يواجهون مشكلة تفسير كيف أن الأوكسينات تسبب تنشيط التنفس . وأعطيت دفعة مثيرة إلى هذه المشكلة عن طريق فرنش وبيفرز French and Beevers (25) . وأثبتوا أنه من المحتمل أن يزداد التنفس عن طريق مواد ليس لها تأثير أو لها تأثير مبطئ على النمو . ومادة دي نيتروفينول (DNP) هي مادة تثبط الفسفرة التأكسدية وتزيد من معدل التنفس بينما تثبط النمو . وحيث أن معدل التنفس عادة يكون محدوداً عن طريق الإمداد بمادة DNP وبمعاملة الأنسجة الحية بمادة DNP تؤدي إلى زيادة الإمداد بـ ADP وبالتالي تنشيط التنفس . والأوكسينات هي الأخرى ربما تزيد الإمداد بـ ADP عن طريق سرعة إدخال ATP لكي يستعمل بسرعة في تمدد الخلايا وهذا يمكن أن يبين أن الأوكسين له دور غير مباشر في تنشيط التنفس عن الدور الذي افترض في السنوات السابقة .

ولقد ناقشنا بالفعل التأثير المنشط لـ IAA في تخليق RNA والبروتين . وكلاً من المركبين المخلقين يحتاج إلى طاقة وبالتالي يؤدي إلى زيادة التنفس . وأيضاً في جميع الاحتمالات فإن نشاط الإنزيمات المخلقة كنتيجة لتنشيط IAA ينتج عنه زيادة في التنفس .

تكوين الكالوس Callus Formation

بالرغم من أننا قد أوضحنا أن نشاط الأوكسين يكون من خلال تأثير تنشيطي

لا استطالة الخلية فإنه يكون أيضاً راجعاً لتنشيط انقسام الخلية . وعلى سبيل المثال فإن إضافة ١٪ IAA إلى عجينة اللانولين إلى الأعناق المفصول أنصالحا لأوراق نبات الفاصوليا يؤدي ذلك إلى حدوث انتفاخ في المكان الذي وضع عليه الأوكسين . وعلى ذلك فإن الانتفاخ يكون ناتجاً عن نمو أنسجة الكالوس الناتج عن الخلايا البرانشيمية المنقسمة بسرعة . وإذا قطع ساق عصاري على بُعد بضع ملليمترات أسفل ورقة ناضجة وعومل القطع بالأوكسين IAA في عجينة اللانولين فإنه سوف تتكون نفس الخلايا البرانشيمية . وبعد فترة من الوقت سوف تظهر الجذور العرضية . ولذلك فإن الـ IAA ليس فقط يسبب تكوين خلايا ولكن أيضاً تحت ظروف معينة يؤدي إلى إعادة تكشف هذه الخلايا والتي ستكون سبباً في تكوين الجذور العرضية .

أيضاً في كثير من المزارع الصناعية للأنسجة والتي ينمو فيها الكالوس نمواً عادياً فإن إضافة الأوكسينات يكون ضرورياً لاستمرار خلايا الكالوس . وكمية نسيج الكالوس الناتجة تكون مرتبطة بالتركيز المضاف من IAA فالتركيز العالي يسبب زيادة نمو نسيج الكالوس .

الأسئلة

- ١٨ - ١ إشرح الفائدة التي تعود من وجود الاستجابة على المدى السريع والطويل في النبات .
- ١٨ - ٢ أوصف تفاصيل منحنى علاقة الجرعة بالاستجابة عند إضافة الهرمونات النباتية . وكيف تكون هذه مهمة لتوضيح ما إذا كان المركب يعمل كهرمون نباتي أو كإداة مغذية ؟
- ١٨ - ٣ إشرح أثر الأوكسين على استطالة جدر الخلايا من خلال الزيادة في مرونة جدر الخلايا .
- ١٨ - ٤ لوحظ أن أغلفة البادرات المحضنة في محلول ذو pH 4.5 توضح أن هذه الظروف الحامضية تشجع الاستطالة . كيف يمكن تفسير هذه الظاهرة ؟
- ١٨ - ٥ عرف: الحركة التأثيرية الخلزونية - الحركة التأثيرية العليا - الحركة التأثيرية - الانتحاء - الساعة الحيوية .
- ١٨ - ٦ إشرح النظريات الحديثة التي تفسر حدوث الانتحاء الضوئي والأرضي في النباتات .
- ١٨ - ٧ ما هي التفسيرات المتوقعة للسيادة القمية ؟ ولماذا تنبسط الأوكسينات نمو البراعم الجانبية بينما لا تؤثر على البراعم الطرفية ؟
- ١٨ - ٨ كيف توضح حقيقة أن الأوكسينات عند تركيزات منخفضة نسبياً ربما تشجع استجابة معينة بينما عند تركيزات مرتفعة نسبياً تثبط نفس العملية ؟ هل النشاط الجزيئي للأوكسين يختلف عند التركيزات العالية ؟
- ١٨ - ٩ ناقش التفسيرات الحديثة التي تختص بدور الهرمونات النباتية في عملية التساقط .
- ١٨ - ١٠ ما هو نسيج الكالوس ودوره في النبات الكامل ؟

قراءات مقترحة

- Audus, L.J. 1972. *Plant Growth Substances*, vol. 1. *Chemistry and Physiology*. London: Leonard Hill Books.
- Cleland, R. 1971. Cell wall extension. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22:197-222.
- Evans, M.L. 1974. Rapid responses to plant hormones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:195-223.
- Firn, R.D., and J. Digby. 1980. The establishment of tropic curvatures in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:131-148.
- Marré, E., P. Lado, F. Rasi-Caldogno, R. Colombo, M. Cocucci, and M.I. de Michelis. 1975. Regulation of proton extrusion of plant hormones and cell elongation. *Physiol. Vég.* 13:797-811.
- Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
- Morré, D.J., and J.H. Cherry. 1977. Auxin hormone-plasma membrane interactions. In P.E. Pilet, ed., *Plant Growth Regulation*. New York: Springer-Verlag.
- Rayle, D.L., and R. Cleland. 1977. Control of plant cell enlargement by hydrogen ions. In A.A. Moscona and A. Monroy, eds., *Current Topics in Developmental Biology*. vol. 11. *Pattern Development*. New York: Academic Press.
- Rubery, P.H. 1981. Auxin receptors. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:569-596.
- Sexton, R., and J.A. Roberts. 1982. Cell biology of abscission. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:133-162.
- Thimann, K.V. 1977. *Hormone Action in the Whole Life of Plants*. Amherst: University of Massachusetts Press.



الجبريلينات

Gibberellins



تأثير تفرات تركيزات حمض الجبريليك (gibberellic acid) في محاليل غذائية على نباتات الذرة
Corn (Zea mays). تركيزات (GA₃) من اليسار إلى اليمين كالآتي (١) المقارنة (كنترول) (عالي من الهرمون
النباتي) (٢) ٠,٠٠٥ جزء في المليون (ppm) (٣) ٠,٠٠٥ ppm (٤) ٠,٠٥ ppm (٥) ٥,٠ ppm.

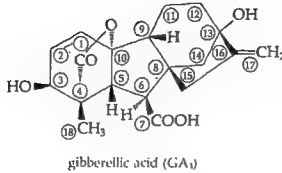
مهداه من : Courtesy of R.N. Artica, The Pennsylvania State University



لقد أدى مرض الباكنا^(١)، أو ما يسمى بالبورات الهوجاء (foolish seedling) - الذى سبب تأثيرات مدمرة على اقتصاديات الأرز في اليابان خلال القرن التاسع عشر وبداية القرن العشرين - إلى اكتشاف والتعرف على صفات ومميزات الجبريلينات gibberellins - وفي أواخر القرن التاسع عشر وصف المزارعون اليابانيون أن نباتات الأرز المصابة بالمرض كانت أطول وأشعب لوناً (مصفرة Chlorotic) عن مثيلاتها الطبيعية ، وكانت النباتات المصابة عقيمة sterile وخالية من الحبوب (59) ، وهذا مهماً من الناحية الزراعية ، ووصل الفقد في المحصول إلى حوالى ٤٠٪ ، ولقد اهتم العلماء اليابانيون بأسباب المرض ومقاومته .

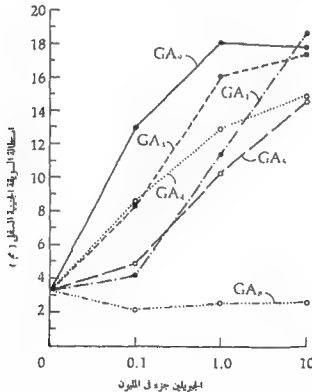
وفي بداية القرن العشرين ابتدأ في وضع برنامج مكثف للأبحاث لمعرفة سبب المرض . وفي أول الأمر أثبت علماء أمراض النبات اليابانيون العلاقة بين مرض البادرات « المجنونة » bakanae وفطر الجبريللا فيوجيكوروى (Gibberella fujikuroi) وافترض ساوادا Sawada (63) أن هذا المرض ينتج عن شيء مليغرز الفطر ، ولقد دعم هذا الافتراض تجريبياً بالعالم كوروساوا Kurosawa (40) ، وهو الذى أثبت أن راشح الفطر المعقم سبب أعراض مرض البادرات « المجنونة » bakanae وذلك في بادرات الأرز الطبيعية أى الغير مريضة - ونحن نعرف الآن أن الفطر الزرق ascomycete وهو (Gibberella fujikuroi) يمثل المرحلة الكاملة أو الجنسية وفطر (Fusarium monileform) يمثل المرحلة اللاجنسية من الفطر - أى أن الإثنين يمثلان فطراً واحداً ذو مرحلتين - وفي عام ١٩٣٥ م تمكن يابوتا وهياشى Yabuta & Hayashi (79) من عزل حالتين للورثتين من المواد النشطة من راشح مزرعة الفطر (G. Fujikuroi) وسميت هاتين المادتين جبريلين (أ) ، (ب) gibberellin A&B وفي عام ١٩٥٤ م تحدد التركيب الكيميائى لحمض الجبريليك (GA) وفي نفس الوقت تمكن الباحثون في إنجلترا وهم برين Brian ، وبونو Bonow وإلسن Elson ، كروس Cross وآخرون من عزل والتحقق من أحد أفراد الجبريلين (أنظر إلى موزع 58) . كذلك عزل العلماء الأمريكيان وعلى رأسهم ستودولا Stodola ومساعدوه حمض الجبريليك (GA3) من راشحات فطر (Gibberella fujikuroi) . ومنذ الاكتشاف الأول لحمض الجبريليك (GA3) في راشحات الفطر - لاحظ العلماء الانتشار الواسع لحمض الجبريليك في النباتات الراقية .

(١) كلمة bakanae كلمة يابانية وهى تعنى foolish وهذه البادرات تستطيل بسرعة كبيرة ثم تموت بعد ذلك لذلك فقد عرف بمرض البادرات الهوجاء نظراً لتوها الأھوج أو الاستطالة السريعة جداً .



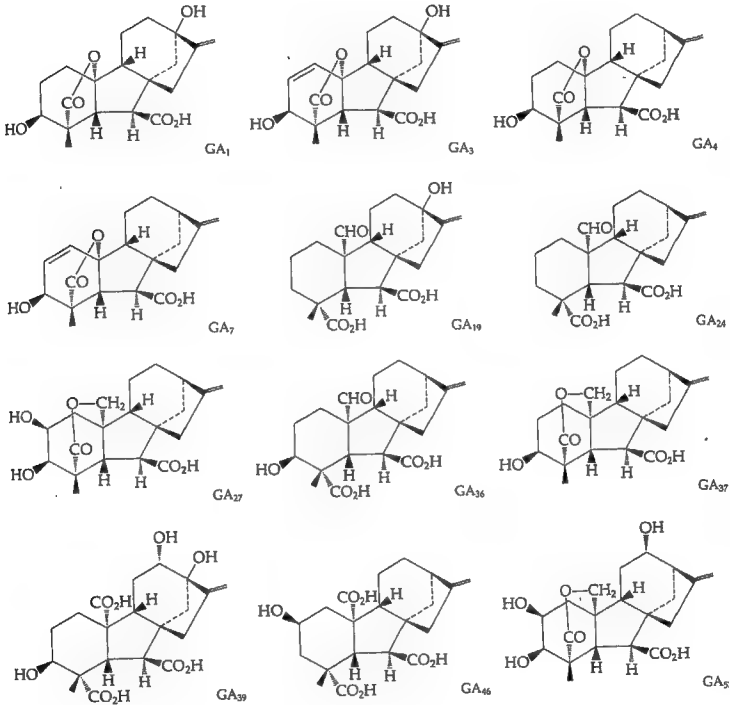
كيمياء الجبريلينات Chemistry of Gibberellins

لقد عزل إثنان وخمسون نوعاً من الجبريلين حتى الوقت الحاضر . وفي بعض الحالات وجد سبعة أنواع من الجبريلين في النبات الواحد - فمثلاً عزل من نبت *Pisum sativum*) جبريلين ١٧ ، ٣٨ ، ٤٤ ، ٩ ، ٢٠ ، ٢٩ ، ٥١ ، GA₁₇، GA₃₈، GA₄₄، وكل الجبريلينات لها المقدرة على تشجيع استطانة الساق sten elongation أو انقسام الخلية cell division أو الإثتان معاً في النباتات ولكن فعائيتها تختلف بدرجة كبيرة (لاحظ شكل ١٩ - ١) .



شكل ١٩ - ١ : تشييط استطالة السويقة الجينية السفلى للخص (*Lactuca sativa*) - قيس نمو السويقة الجينية السفلى بعد ثلاثة أيام من المعاملة - كل نقطة على الرسم تمثل متوسط ثلاثون بادرة .

ويوضح شكل (١٩ - ٢) التركيبات الكيميائية الأساسية لأثنى عشر جبريلينا حراً وموجوداً طبيعياً في النباتات .



شكل ١٩ - ٢ : التركيبات الكيميائية لأثنى عشر جبريلينا حراً موجوداً طبيعياً - ويرجع الاختلاف أساساً لموضع وعدد الإحالات (البدائل) المختلفة .

ولقد أوضح كلاً من هدين ، وماكميلان و فينى Hedden MacMillan and Phinney (24) التركيبات الكيميائية لإثنين وخمسين من أنواع الجبريلين المعروفة والمحقة التركيب - ونستطيع أن نرى من أول لمحة أن جميع الجبريلينات تتشابه مع بعضها بدرجة كبيرة من الوجهة الكيميائية ، فكلها لها نفس الهيكل الكربوني العام وتتشابه تركيباً والجبريلينات تنتمي كيميائياً إلى مجموعة كبيرة من المركبات الموجودة طبيعياً وتسمى التربينويدات terpenoids ، والتي يوجد عدد كبير منها في النباتات مثل الستيرويدات Sterols والكاروتنويدات Carotenoids . والتربينويدات terpenoids تبنى من وحدات ذات خمس ذرات كربون وتسمى وحدات أيزوبرين isoprene unit - وتكون الوحدات من أيزوبرين مركب الترین الأحادی [C-10] monoterpene - والثلاث وحدات تكون ما يسمى الترین مرة ونصف (C-15) sesquiterpene - أما الأربع وحدات فتكون الترین الثنائي [C- 20] diterpene المنشئ الوسطى immediate precursor للجبريلين مركب ثنائي الترین يسمى كوارين Kaurene . والجبريلينات هي مركبات تتكون من هيكل [ent- gibberellane] وهو يتكون من عشرين ذرة من الكربون أو من هيكل [ent- 20 norgibberellane] وهو يتكون من تسع عشرة ذرة كربون - وتتميز أحماض الجبريلين عن بعضها في وجود أو عدم وجود تركيب اللاكتون lactone configuration (استر داخلي) في حلقة (أ) - والبدائل أو الإحلالات خصوصاً مجاميع الهيدروكسيل (OH) حول التركيب الحلقي ككل - وتتحول الجبريلينات فيما بينها بسهولة في الكائن الحي عن طريق إحلالات مجاميع الأيدروكسيل (OH) - وهذه العملية ربما تكون مهمة في إنتاج الصورة النشطة زيادة عن الصوز الغير نشطة والعكس بالعكس ، ويعتمد هذا على وجود إنزيمات تحفيز مجاميع الهيدروكسيل hydroxylating enzymes خلال المراحل التطورية المختلفة للنبات .

التثيل (البناء) الحيوى للجبريلين Gibberellin Biosynthesis

ترجع معظم معلوماتنا عن البناء الحيوى للجبريلين في النباتات إلى الدراسات الخاصة بالبذور الغير ناضجة - ولقد قام وست West ومساعدوه (74) بتجارب على الإندوسبرم السائل للبذور الغير مكتملة أنجزت معظم هذا العمل الابتدائي . ولم تترك تجارب النظائر المشعة radioactive isotope أى شك على مشاركة الخلات acetate كمنشئ أولى primary precursor لبناء الجبريلين (لاحظ شكل ١٩ - ٣) . ودلت الأبحاث أيضاً كما هو الحال في العديد من المسالك البناء حيوية ، أن انتقال مجاميع الخلات النشطة active acetyl

groups يقوم به المرافق الإنزيمى A - Coenzyme [CoA] ، وهو المرافق المتخصص فى نقل مجاميع الخلات وتتضمن الخطوات القليلة الأولى للبناء الحيوى للجبرلين تكوين ثلاثة جزيئات من خلات المرافق الإنزيمى - أ (acetyl CoA) وتكثيفهم النهاى لتكوين حمض الميفالونيك mevalonic acid . وفى وجود جزيئين من ATP وأحد إنزيمات التنشيط Kinase enzyme يفسر حمض الميثالونيك فى خطوتين ليكون حمض الميثالونيك بيروفوسفات mevalonic acid pyrophosphate - وتحث عملية نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation لحمض الميثالونيك بيروفوسفات وذلك فى وجود ATP وأحد إنزيمات نزع مجموعة الكربوكسيل. فينتج مركب إيزوبنتيل بيروفوسفات isopentenyl phosphate IPP pyro - وهذا المركب هو وحده أيزوبرينويد isoprenoid ذو خمس ذرات كربون ويشق منها كل الكارتنويدات carotenoids والجبرلينات gibberellins وحمض الأسيسيك (ABA) وجزء من السيبتوكينينات cytokinins وتحث المركب (Ipp) إيزوبنتيل بيروفوسفات «عملية تشابه» isomerization ويتكون مركب ثنائى مثيل أليل بيروفوسفات dimethylallyl pyrophosphate - وهو يكون الخطوة الأولى فى اتجاه بناء التربينويدات المتقدمة higher terpenoids . وتفاعل التشابه السابق ذكره يُحفزه إنزيم Ipp isomerase . ويعمل مركب (Ipp) كمستقبل للمركب آخر من نوعه 'IPP'، ويعطى تفاعل التكثيف مركب ذو عشر ذرات من الكربون ويسمى جيرانيول بيروفوسفات geraniol pyrophosphate - وبإضافة وحدتان متاليتان من مركب IPP إلى مركب geraniol pyrophosphate يؤدي إلى تكوين فارنيزول بيروفوسفات Farnesol pyrophosphate C-15 أولاً ثم بعد ذلك يتكون مركب (diterpene geranylgeraniol pyrophosphate) (C-20) - ويتحول بعد ذلك هذا المركب إلى مركب diterpene alcohol copalyl pyrophosphate أولاً ثم بعد ذلك إلى كوارين Kaurene - ويتحول الكوارين kaurene بسهولة إلى جبرلين فى النباتات . وفى النهاية يجب أن نذكر أن ميلبورو Milborow (49) أوضح أن حمض الأسيسيك abscisic acid وهو مركب sesquiterpenoid يُبنى من الميفالونات mevalonate ويتبع نفس الخطوات المبدئية لمسلك الجبرلين . ومن الجدير بالذكر أن كلا المنظمين regulators يكونان متضادان فى بعض نظم النمو النباتية المعينة ، وهذا يُنتج فى البلاستيدات الخضراء كميات كبيرة من الجبرلينات وحمض الأسيسيك (49)

الجبريلينات المرتبطة Bound Gibberellins

تشيع عمليات التحول الداخلي بين الجبريلينات في الأنسجة النباتية - وتوجد أدلة توضح أن الجبريلين المرتبط يوجد في الأنسجة النباتية على صورة جليكوسيدات الجبريلين gibberellin glycosides (أى المرتبط مع السكر) ، ولا يعرف العلماء ما إذا كانت هذه الظاهرة تعتبر ميكانيكية لعدم التنشيط inactivation أم للتخزين storage ، ويعتقد أن الجبريلين المرتبط يوجد في العصير النازف bleeding sap من أشجار الإسفندان (maple والدردار (elm وبنور الفاصوليا النامية وبنور البسلة النامية (Pisum sativum) والمستنبطة ونبت مجد الصباح الياباني (Japanese morning glory (لاحظ مرجع 52) .

مضادات الجبريلينات أو معوقات النمو Antigibberellins or Growth Retardants

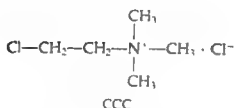
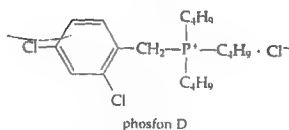
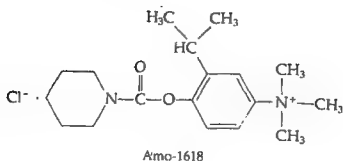
خلال العقدين الأخيرين تمكن العلماء من تخليق عدد من المركبات التي لها تأثير مضاد للجبريلين على نمو النبات - ونحن نشير إلى المركبات المضادة للجبريلين باسم معوقات النمو وأشهر هذه المركبات هي آمو ١٦١٨ (AMO 1618) 2. isopropyl 5-methylphenyl piperidine carboxylate (trimethylammonium chloride) 4- و مركب السيكونسيل (tributyl β - chlorsoethyltrimethylammonium chloride (cycocel, ccc) 2,4-dichlorobenzyl phosphonum chloride (phosphon D) - و مركب فوسفون - د (N- dimethylammino succinamic [أو أ لار acid β - 995, B- nine, alar) - ويوضح شكل (١٩ - ٤) التركيبات الكيميائية لثلاثة من المعوقات المعروفة بتثبيطها لبناء الخيوط للجبريلينات .

وأظهرت الدراسات أن التأثير المثبط لمعوقات النمو يمكن إبطاله باستعمال حمض الجبريليك (GA) - فمثلاً وجد لوكهارت (64) Lockhart أن التأثير المثبط لكل من السيكونسيل [CCC] والفوسفون - د [phosphon-D] على استطالة ساق الفاصوليا أمكن التغلب عليها بالكامل باستعمال GA وفي دراسة أخرى وجد كند ، ونيمان ولانج Kende, Nannemann and Lang (34) أن الآمو ١٦١٨ ، والسيكونسيل (Amo 1618 and

(١) هذا النبات من العائلة الإسفندانية Aceraceae واسم الجنس العلمي (Acer) أى جنس الاسفندان وبيعه العديد من الأنواع - A-cer اسم لاتيني كلاسيكى .

(٢) هذا النبات من نباتات العائلة الدردارية Ulmaceae واسم الجنس العلمي (Ulmus) وبيعه العديد من الأنواع Ul-mus كلمة لاتينية قديمة تعنى elm .

(٣) يتبع هذا النبات العائلة الملالية Convolvulaceae واسمه العلمي (Ipomaea nil) Roth وقد يطلق عليه أحياناً اسم (I. imperialis) وكلمة Ipomae - n يونانية تعنى الحشيشة الملطخة الداكنة وهو اسم ليس له مدلول معين هنا . وقد يعرف هذا النبات عربياً خطأ باسم سيث الحسن .



شكل ١٩ - ٤ : التركيبات الكيميائية لمعوقات النمو (أمو ١٦١٨) (CCC) سيكوسيل (فوسفون - ٥)

CCC تثبط إنتاج A^3 في مزارع فطر الجبريللا *Gibberella* ولكن هذين المعوقين لم يؤثرًا على نمو الفطر بأي طريقة أخرى. ومن هذه الدراسة والدراسات الأخرى نستطيع أن نستنتج ونستخلص أن أمو - ١٦١٨ ، سيكوسيل وفوسفون - د (Amo-1618, CCC [Phosfon-D] and تعيق نمو النبات وذلك بتثبيط البناء الحيوي للجبريلين (GA) (لاحظ شكل ١٩ - ٣). وبعض العلماء يجادلون في الرأي السابق ويعتقدون أن معوقات النمو تنتج تأثيرها وذلك بتداخلها وتضاربها مع فعل الجبريلين أكثر من إعاقها وإيقافها للبناء الحيوي للجبريلين بطريقة ما - يجب أن نتذكر مهما كان - أنه في الأنسجة النباتية إذا كانت الاستجابة للجبريلين تعتمد كلياً على الإمداد الخارجي منه *exogenous supply* فإننا نجد أن الجرعات القوية من معوقات النمو تكون ذات تأثيرات ضعيفة (43).

ومن خلال الدراسات الكشفية الكيميائية الجيدة تمكن وست *west* ومساعدوه من تحديد المكان الفعلي (الحقيقي) *actual site* لتثبيط (أمو ١٦١٨ ، وسيكوسيل وفوسفون - د) بالضبط وبدقة متناهية (14, 15, 65) - والثلاث معوقات السابقة الذكر توقف تحول مركب *geranylgeraniol pyrophosphate* إلى مركب *Copalyl pyrophosphate* وبذلك تعيق وتثبط بناء الكوارين *Kaurene* والمركبات الأخرى الجبريلينات التي تشتق من هذا المركب الوسطي (*kaurene*).

ومعيق الفوسفون د [phosphon-D] يدوا أنه أقل تخصصا في أثره التثبيطي بالمقارنة بلمو - ١٦١٨ والسيكوسيل - لأنه يثبط كذلك تحويل مركب copalyl pyrophosphate إلى كوارين kaurene (لاحظ شكل ١٩ - ٣) .

وبالإضافة إلى حمض الأبسيسيك abscisic acid فإن هناك مركبان من ثنائى الترينويد diterpenoids موجودان بصفة طبيعية وهما epiallogibberelli acid و atractyligenin .
يثبطا نشاط حمض الجبريليك - ولكن نحن نعلم القليل عن ميكانيكية هذا التثبيط .

إنتقال الجبريلين Gibberellin transport

أسست معظم الدراسات التي تخص إنتقال الجبريلين في النبات على دراسة حركة الجبريلين المستعمل خارجيا externally applied أو الجبريلين النشط إشعاعيا والمستعمل خارجيا exogenous في السيقان المفصولة excised stem أو قطع الأعناق الورقية petioles أو قطع من غمد الريشة coleoptile .

وأظهرت هذه الدراسات أن إنتقال الجبريلين يكون في أغلبه غير قطبيا nonpolar (على الرغم من أن بعض الباحثين يدعوا أنهم لاحظوا الإنتقال القطبي في بعض الحالات) . وينتقل الجبريلين (GA) في اللحاء تبعا لنمط السريان flow pattern مشابها بذلك إنتقال الكربوهيدرات والمواد العضوية الأخرى ولقد عزل الباحثون الجبريلينات من العناصر الغרבالية (للحاء) ولقد وجد كذلك أن الجبريلين ينتقل في نسيج الخشب بسبب الحركة الجانبية lateral movement بين النسيجين الوعائيين ، ونحن لا نعرف الميكانيكية الفعلية أو الحقيقية لانتشار الجبريلين من مصدر تمثيله الحيوى إلى مكان عمله أو أثره (مراكز النمو) .

growth centers ، ويبدو أنه لا توجد ميكانيكية خاصة لانتشار وتوزيع الجبريلين خلاف الميكانيكيات المنظمة لحركة النواتج الأيضية metabolite في النظام الوعائى .

الاختبارات الحيوية Bioassays

على الرغم من أن الباحثين قد حسنوا من طرق عزل الجبريلين وعملوا طرق تحليلية كيميائية متقدمة خلال العقد الأخير ، إلا أن الاختبارات الحيوية لعبت دورا مهما خلال مراحل عزل وتحديد التركيب الكيميائى للجبريلين ، ونورد فيما يلى ملخصا لبعض هذه الاختبارات الحيوية ذات الأهمية التاريخية :-

الذرة القزمية Dwarf Corn

وفي هذا الاختبار يستعمل محلول من حمض الجبريليك ويضاف إلى لُوسين (Ligule) الورقة الأولى لبادرات الذرة القزمية ويسبب ذلك استطالة واضحة للعقدة التالية أو الغمد الورقي - ويحتاج هذا الاختبار لفترة عشرة أيام وله القدرة على كشف حوالي عشرة نانوجرامات nanograms من حمض الجبريليك (GA₃)

البسلة القزمية Dwarf pea

ويستعمل محلولاً من الجبريلين إلى البادرات ويتسبب ذلك في تشجيع استطالة الساق - وقياس طول السويقة الجنينية العليا epicotyl بعد خمسة أيام من بدأ الاختبار وهذا الاختبار حساس لكمية من الجبريلين في حدود واحد نانوجرام .

السويقة الجنينية السفلى للخس Lettuce hypocotyl

وفي هذا الاختبار - توضع البادرة بالكامل في محلول من حمض الجبريليك لمدة ٢ - ٣ يوم - ويؤخذ استطالة السويقة الجنينية السفلى كدليل على الاستجابة لحمض الجبريليك - والكمية الصغرى من حمض الجبريليك الممكن اكتشافها في هذا الاختبار - تكون في حدود ٠,١ نانوجرام .

ورقة الشوفان Avena leaf

تخضن القطع الورقية لمدة ثلاثة أيام ثم تقاس الزيادة في الطول والكمية الصغرى الممكن اكتشافها في هذا الاختبار تكون في حدود واحد نانوجرام .

اندوسبرم الشعير Barley endosperm

وهذا الاختبار هو الأوسع انتشاراً - وفي هذا الاختبار تخضن أنصاف من حبوب الشعير (النصف الخالي من الجنين) في محلول حمض الجبريليك [GA₃] لمدة يوم واحد - وفي وجود الجبريلين فإن يُشجع نشاط إنزيم الأميليز amylase وتقل كمية النشا وتزداد كمية السكريات المختزلة - وهذا الاختبار له القدرة على كشف كميات قليلة من الجبريلين تصل إلى ٠,٢ نانوجرام من حمض الجبريليك [GA₃]

ورقة نبات الحميض Rumex leaf

إذا حضنت أقراص أو قطع أوراق الحميض في محلول من الجبريلين فإنها تحتفظ بالكوروفيل بكميات معنوية مدة أطول من معاملة المقارنة (الكنترول) - وفترة هذا الاختبار الحيوى تستمر تقريباً لمدة خمسة أيام - وتكشف عن كميات من حمض الجبريليك [GA₃] في حدود ٢, نانوجرام .

ولقد حوّر الباحث هذه الاختبارات الحيوية باستعمال خامات نباتية مختلفة - والاستجابات الرئيسية والأساسية المذكورة لكل اختبار حيوى تستعمل بصفة عامة لاكتشاف الجبريلينات في المستخلصات النباتية - وعلى الرغم من أن الباحثين قيموا وجود النشاط الجبريليني في المستخلصات النباتية باستعمال الاختبارات الحيوية - إلا أن التحليل الكيمائى والخصائص التركيبية الكيميائية للمركبات الموجودة قد عُينت بتعريض المستخلصات إلى التحليل الكروماتوجرافى الغازى gas chromatography - وإلى طرق مشتركة بين التحليل الكروماتوجرافى الغازى ومطياف الكتلة mass spectroscopy - كذلك طرق التحليل الكروماتوجرافى السائل تحت ضغط عالى high pressure liquid chromatography وطرق أخرى .

التأثيرات الفسيولوجية Physiological Effects

تقارن الجبريلينات عادة في نشاطها البيولوجى بالأوكسينات وفي الواقع فإن هذين القسمين من الهرمونات النباتية في بعض الحالات يتشابهان في التأثير - فمثلاً يشجع كلا من الجبريلينات وأنلول حمض الخليك IAA استطالة الخلية cell elongation - وتسبباً تكوين الثمار اللابذرية parthenocarpى ، ويشجعان النشاط الكيميومى Cambial activity وبناء الأحماض النووية وبناء البروتين - وفي الواقع فإننا سنرى فيما بعد أن الجبريلينات تتشابه في نشاطها مع السيتوكينينات cytokinins . ويعتقد أن الهرمونات النباتية الكبرى major phytohormones تعمل عن طريق مستقبلات متشابهة Similar receptors أو مسالك أيضية متشابهة أو تركيبات خلوية متشابهة . وهذا المظهر من مظاهر النشاط الهرمونى النباتى هو أحد المجالات الشيقة والمهمة في الأبحاث الحديثة .

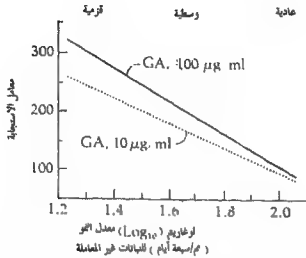
وسنغطى في المناقشة التالية تأثير الجبريلينات على التقزم dwarfism « الخنبطة » والتزهير bolting and flowering - كذلك تثبيط الضوء لنمو الساق ligh-inhibited stem

growth - والثمار اللابدرية parthenocarpy وتحريك الكربوهيدرات المخزنة أثناء الإنبات mobilization of storage Carbohydrates during germination

التقزم الوراثي Genetic Dwarfism

من أهم الخواص الملفتة للجبريلينات هي مقدرتها في التغلب على الطرز المظهرية للتقزم الوراثي في نباتات معينة - وفي بعض الأحيان فإن التقزم الوراثي يرجع إلى طفرة جينية gene mutation ومن أحسن الأمثلة على ذلك هي إحدى طفرات نبات الذرة تسمى (d5) - dwarf 5- والتي ترجع إلى حدوث طفرة في جين واحد single gene mutation ويظهر الطراز المظهرى phenotype لهذه الطفرة قزماً بسبب نقص الجبريلينات - ويحدث التطفر إيقاف المسلك الأيضى لبناء الجبريلين في الخطوة بين Copalyl pyrophosphate والكوارين Kourene (لاحظ شكل ١٩ - ٣) - وكما هو معروف فبدون الكوارين لا تنتج الجبريلينات . وبصفة عامة فإن النباتات التى لها مثل هذا النموذج من التقزم تكون سلامياتها قصيرة ويكون حجمها في حدود ($\frac{1}{10}$) حجم النباتات العادية . ولهذا السبب فإن استعمال الجبريلين لطفرة (d5) أو إحدى الطفرات الجينية المفردة المتقزمة single gene dwarf mutant مثل البسلة (Pisum sativum) والفل (Vicia Faba) وفاصوليا ملتيفلورس (Phaseolus multiflorus) يتسبب في استطالة هذه الطفرات حتى تصبح غير مميزة عن نظائرها من النباتات العادية (الغير مطفورة) (4). وعندما يحدث تغيير الطراز المظهرى phonotype لنبات ما ذو طراز جينى واحد one genotype - وذلك باستعمال المعاملات الكيميائية أو الطبيعية - فإنه يماثل أو يحاكي mimic الطراز المظهرى لنبات آخر ذو طراز جينى مختلف - تسمى هذه الظاهرة بالنسخة المظهرية phenocopy .

والجبريلينات لها تأثير قليل عندما تستخدم للنباتات العادية ويوضح شكل (١٩ - ٥) تأثير الجبريلينات على النباتات القزمية ومتوسطة الطول والعادية لنباتات البسلة - لاحظ عدم وجود الاستجابة في النباتات العادية والاستجابة الممتازة في نباتات البسلة القزمية - لاحظ أيضاً أن الاستجابة تزداد بزيادة تركيز الجبريلين المستعمل .



شكل ١٩ - ٥ : العلاقة بين معدل النمو والاستجابة لسلالات مختلفة من البسلة لحمض الجبريليك - ويساوى معامل الاستجابة متوسط الزيادة في النمو للنباتات المعاملة مقسومة على متوسط الزيادة في النمو للنباتات الغير معاملة ومضروبة في رقم ١٠٠ .
From P.W. Brian and H.G. Hemming. 1955. *Physiol. Plant.* 8:669

وعلى الرغم من أن تقزم نباتات معينة يرجع إلى نقص الجبريلينات إلا أن بعض النباتات المتقزمة لا تستجيب للإضافة الخارجية للجبريلينات ولا يوجد بينها اختلاف في المحتوى الجبريليني وبين النباتات العادية - ويقترح بعض الباحثون أن مثل هذه النباتات المتقزمة ربما تحتوي على مستقبلات غير نشطة أو فعالة ineffective receptors أو بها إعاقة أيضية metabolic blockage أو من المحتمل أنها تحتوي على كمية زائدة من المثبطات الطبيعية natural inhibitors - وكل هذه الاقتراحات أو الافتراضات مهمة ولكنها ليست لها قيمة بدون الدليل التجريبي الكافي .

« الحَبْطَةُ » أى إنتاج الأفرع الزهرية^(١) وإزهارها

Bolting and Flowering

وبالإضافة إلى دور الجبريلينات في استطالة السلاسلات - تقوم الجبريلينات بدور أو وظيفة العامل المنظم controlling factor للتوازن بين نمو السلاسلات في النباتات ذات النمو المتورد^(١) rosette وتطور إنماء الأوراق - وفي مثل هذه النباتات يكون تطور إنماء الأوراق غزيراً profuse ولكن نمو السلاسلات يكون معاقاً - وقبل المرحلة التكاثرية مباشرة

(١) في العديد من النباتات يتكاثف خروج الأوراق من الساق القزمية ذات السلاسلات الدقيقة جداً مثل الجزر والخس وذلك خلال فترة النمو الخضري وتظهر الأوراق كما لو كانت تخرج من الجذر - وبالتالي فإن مظهر نمو الأوراق يشابه تكديس بتلات الورد ولذا فإنه يعبر عنها بالنباتات المتوردة المظهر - وإذا ما هيئت هذه النباتات الظروف المواتية للإزهار فإن أفرع زهرية تستطيل لها وتحمل في النهاية أزهارها (أعضاء تكاثرها الجنسي) وقد تعرف هذه الحالة بين علماء الزراعة « بالحَبْطَةُ » .

تستطيل السلاميات بدرجة مذهشة وفي بعض الأحوال تستطيل السوق من خمسة إلى ستة أضعاف الارتفاع الأصلي للنبات .

وعادة يكون مثل هذا النوع من النباتات نباتات ذات نهار طويل متوردة rosetted long day plants والتي تحتاج إلى عدد من الساعات ذات حد أدنى من طول النهار لتستطيل سيقانها bolt وتزهو أو تكون مثل هذه النباتات المتوردة من النباتات التي تحتاج إلى التعرض لدرجات حرارة باردة Cold-requiring حتى تستطيل سيقانها وتزهو - فإذا حفظت هذه النباتات تحت ظروف اليوم القصير في الحالة الأولى ولم تتعرض لدرجات الحرارة الباردة في الحالة الثانية - فإن هذه النباتات تظل في الحالة المتوردة . ومعاملة هذه النباتات بالجبريلين أثناء هذه الظروف التي لو تركت فيها تلك النباتات لن تزهو - فإن هذه المعاملة تسبب استطالة سيقان هذه النباتات وإزهارها (41, 43, 70) ولقد تمكن الباحثون من فصل عملية استطالة الساق bolting عن عملية الإزهار وذلك بالتحكم في كمية الجبريلين المستعملة - وإذا كانت جرعة الجبريلين المستعملة صغيرة فإن السيقان تستطيل ولا تزهو النباتات (59)

وأدى فصل عملية استطالة الساق عن الإزهار في النباتات المتوردة والمعاملة بالجبريلين إلى اقتراح بعض الباحثين أن الإزهار . يكون نتيجة غير مباشرة لمعاملة الجبريلين . وتنبه استطالة الساق يتطلب إنتاج العديد من المركبات اللازمة لاستمرار مثل هذا النمو السلمي (internodal growth) وبعض هذه المركبات سواء بوجودها أو بتركيزها ربما تؤدي في النهاية إلى تكشف الأصول أو المنشآت الزهرية floral primordia - هذا بالإضافة إلى أن معاملة النباتات ذات النهار القصير short-day plant بالجبريلين والموضوعة تحت ظروف الفترة الضوئية الغير ملائمة للإزهار لا يشجع إزهارها (66) . وفي الواقع ، على الأقل في حالة واحدة ، تسبب معاملة النباتات ذات النهار القصير بالجبريلين والموضوعة تحت الظروف المواتية والمشحجة للإزهار في الإقلال من أزهارها (23) .

ويرجع السبب في أن النباتات المتوردة تظل في الحالة المتوردة أو تستطيل سيقانها وتزهو إلى كمية الجبريلين الطبيعي الأصلي native gibberellin الموجودة في النبات - فمثلاً توجد بعض الأدلة توضح وجود كميات كبيرة من المواد الطبيعية المشابهة^(١) للجبريلين native gibberellin-like substances في النباتات المتوردة التي استطالت سيقانها

(١) لا يعني هذا أنها ليست جبريلينات ولكن يستخدم هذا الاصطلاح دائماً بين علماء الفسيولوجي حيث أنهم يستخدمون طرق التقدير الكيمائية والحوية ويخفى وجود مركبات معها تعطي نفس التأثير ولا يتم بهذه الطرق التعرف على التركيب الكيميائي للعادة أو المواد .

بمقارنتها بالنباتات المتوردة التي لم تستطل سيقانها - هذا بالإضافة إلى وجود تركيزات عالية من المواد المشابهة للجبريلين في نباتات الكريزانتيم (*Chrysanthemum morifolium*) المتوردة صنف (شوكان shukan) ذات الاحتياج لدرجة الحرارة المنخفضة والتي إستطلت سيقانها، كذلك وجدت هذه التركيزات العالية في نبات الرد ييكيا (*Rudbeckia speciosa*)^(١) صنف ونديروث wenderoth ذو اليوم الطويل والتي استطلت سيقانه bolted بالمقارنة بالنباتات التي مازالت في الحالة المتوردة (53, 22).

ويشمل تأثير الجبريلين على عملية إنتاج الأفرع الزهرية (الخنطة) bolting على عمليتي انقسام الخلية cell division واستطالة الخلية cell elongation. وتبدى النباتات التي تستجيب لمعاملة الجبريلين زيادة واضحة في معدل انقسام الخلية في المنطقة المرستيمية تحت قمية subapical meristem - كما أثبت هذا في الأبحاث الخاصة بمعوقات النمو والتي تضاد الجبريلين - وعلى سبيل المثال فإن معوقات النمو [أمو - ١٦١٨، سيكوسيل، فوسفون - د] تعمق التخليق الحيوي للجبريلين - وهذه المواد تثبط انقسام الخلايا في منطقة تحت القمة بينما تزيد الاتساع أو التمدد الجانبي Lateral expansion للقمة apex - ولكن إذا استعمل الجبريلين مع أحد هذه المعوقات - فإن تأثيرها يحدث له تعادل neutralized (62) - لاحظ شكل (١٩ - ٦).

تثبيط الضوء لنمو الساق light-inhibited stem growth

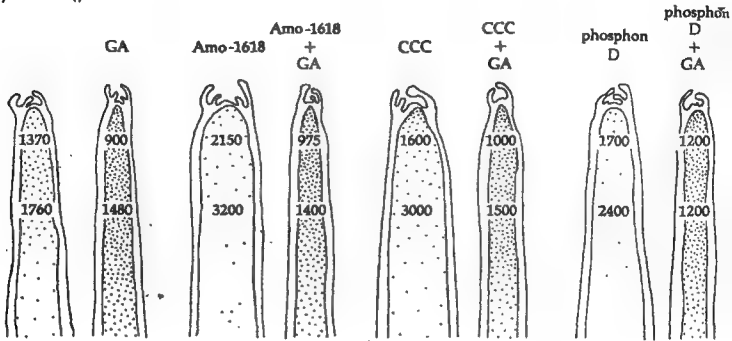
إذا قارنا نمو الساق في النبات ذو الشحوب الظلامي etiolated بنمو الساق في النبات النامي في الضوء فإننا نستطيع أن نستخلص حالاً وبسرعة أن للضوء تأثيراً مثبطاً لنمو الساق - واستخدام الجبريلينات إلى بعض النباتات المعينة والنامية في الضوء يؤدي إلى زيادة كبيرة في نمو سيقانها.

هل توجد علاقة أو تفاعل بين الجبريلين الداخلي endogenous gibberellin والضوء المتمص بالنبات؟ وأدت ظاهرة انعكاس أثر الضوء المثبط لنمو الساق باستخدام الجبريلين إلى اقتراح أن الجبريلين الداخلي يشكل عاملاً محدداً limiting factor في نمو الساق. والخلاصة الأكثر وضوحاً هو أن الضوء يسبب تثبيطاً لنمو الساق عن طريق تخفيضه لمستوى الجبريلين المتاح أو الميسور في النبات، وهذا التثبيط الضوئي يمكن

(١) يتبع هذا النبات العائلة المركبة Compositae ويعرف بالجليزيا بـ Coneflower وهو من نباتات الزينة. اسم النوع Speciosa أى ذو المظهر البديع Showy أو good looking - أما اسم الجنس فهو تخليداً للذكرى عالم النبات السويدي Olof Rudbeck الذى عاش في الفترة ما بين ١٦٦٥ - ١٧٤٥ وعاصر لينوس Linnaeus.

المقارنة (الكمرول)

المعاملات



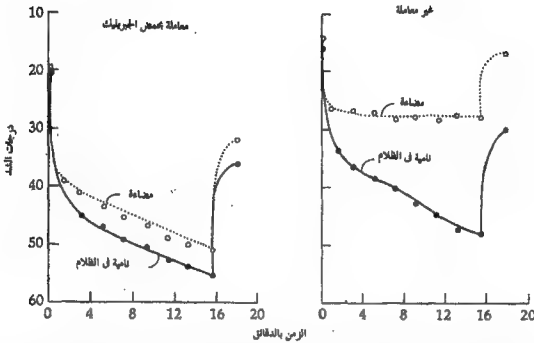
شكل ١٩ - ٦ : كثافة وتوزيع النشاط الانقسامى لى نسج نخاع ساق الكريزانتيم *chrysanthemum* والمعاملة بمركبات النمو أمو - ١٦١٨ وسيكوسيل وفوسفون - د وذلك فى وجود أو عدم وجود حمض الجبريليك (GA) - وكل نقطة تمثل مقداراً واحداً من الانقسام الميرزى - ومعرفة النمو تثبط انقسام الخلية فى منطقة تحت القمة ولكن تسبب الاتساع الجانبي للقمة .

عن : From R.M. Sachs and A.M. Kofranek. 1963. Am J. Bot 50: 772

التغلب عليه باستخدام الجبريلين الخارجى *exogenous* على النبات ولكن الأبحاث قد ألقت الشك على هذا الحل البسيط .

ولقد أوضح لوكهارت Lockhart (44) أن زيادة مستوى الجبريلين المتاح أو الميسور يسبب زيادة مطاوعة أو لدونة *plasticity* جدر الخلايا الحديثة - ولقد ذكرنا سابقاً أهمية لدونة (مرونة) (*plasticity*) الجدار الخلوى فى استطالة الخلايا - ولقد أثبت لوكهارت Lokart كذلك أن مرونة الجدار الخلوى تنقص فى الخلايا النامية فى الضوء (لاحظ : شكل ١٩ - ٧) .

واستخدام الجبريلين يبطل تأثير الضوء المنقص (الخفض) لمرونة الجدار الخلوى - وأتت الأدلة التى تبين أن الإشعاع الأحمر يثبط تحول منشئ الجبريلين إلى جبريلين - من دراسة استطالة ساق الفاصوليا العادية *Phaseolus vulgaris* (46) - ومن الواضح أن تثبيط الضوء الأحمر لاستطالة الساق ممكن أن يتغلب عليه باستخدام الجبريلين الخارجى فى



شكل ١٩ - ٧ : لدونة الجدار الخلوي للخلايا التي تستطيل في ساق البسلة صنف ألامسكا والنامية في الظلام والضوء وكانت الإضاءة تتكون من ثلاث ساعات من الضوء الأحمر - واستعمل حمض الجبريليك قبل الإضاءة بثلاث ساعات - فقيست لدونة الجدار الخلوي بكمية الانحناء المتبقى بعد إزالة الوزن (الثقل) ولم تقل لدونة بالإضاءة في حالة استخدام حمض الجبريليك .

عن : From R.M. Klein, ed, 1961. Plant Growth Regulation. Ames: Iowa State University Press.

التجربة السابقة الذكر أى أنه في هذا النبات على الأقل يوجد الدليل على أن الضوء يسبب نقصاً في مستوى الجبريلين في النبات .

ومن الجدير بالذكر أن أبحاث موهر ، موهر - أبوهن Mohr, Mohrd Appuhn (51,50) دلت على أن هناك جداً وشكاً في نظرية الضوء المسبب لانخفاض مستوى الجبريلين في النباتات . ولقد وجد أن استطالة ساق بادرات المستردة (الخردل) mustard النامية في الظلام ينشط ويحفز أيضاً باستعمال الجبريلين - وفي الحقيقة فإن تركيزات الجبريلين اللازمة للحصول على أقصى استجابة تكون واحدة لكل البادرات النامية في الضوء والنامية في الظلام - وهذا لا يتأتى إذا كان الضوء يسبب خفصاً لمستوى الجبريلين الميسور في النبات - ويوجد احتمال أن الضوء يشجع إنتاج المثبطات inhibitors والتي تتعارض وتتداخل مع نشاط حمض الجبريليك (GA) في استطالة الساق - ولقد وجد الدليل المدعم لهذه الإمكانية أو الاحتمال في الدراسات الخاصة بنشاط حمض الجبريليك في استطالة ساق البسلة (33,37) .

ونحن لا نعرف ما إذا كانت الاستطالة التي يسببها الجبريلين والتثبيط الهذى يسببه

الضوء لنمو الساق يعملان باستقلال عن بعضهما البعض - وفي إمكاننا إعطاء الدليل لكل من الرأيين .

الثمار اللائذرية Parthenocarpy

في مناقشتنا السابقة وصفنا استعمال الأوكسين auxin في تكوين وتطور الثمار اللائذرية parthenocarpy - وفي خلال السنوات الأولى بعد هذا الاكتشاف ظن العلماء أن النشاط الأوكسيني بعد الإخصاب fertilization يمثل أو يشكل الميكانيكية الأساسية لتطور الثمار - وفي الواقع فإن إحلل الأوكسين الخارجى exogenous auxin محل عملية الإخصاب أصبحت مجازفة ذات قيمة عالية في نمو الثمار الاقتصادية - ولكن ليست الأوكسينات هي هرمونات النمو الموجودة طبيعياً الوحيدة القادرة على إحداث الثمار اللائذرية - ولقد وجد أن الجبريلينات يُعَوَّل عليها بدرجة كبيرة لإنتاج وعقد الثمار fruit-set لا بذرياً - وفي حالات عديدة تكون أكثر نشاطاً عن الأوكسينات الطبيعية والأصلية من هذه الوجهة - وفي الواقع توجد أمثلة عديدة أثبتت فيها أن الأوكسينات غير فعالة أما الجبريلينات فكانت فعالة (16) . ومن أمثلة ذلك الثمار التفاحية والحجرية فهي لا تستجيب بصفة عامة لمعاملة الأوكسينات (77) - ولكن الجبريلينات سببت نمو الثمار التفاحية لا بذرياً (47، 13) وكذلك الثمار الحجرية (61، 12) . ومما لا شك فيه أن الجبريلينات الطبيعية والأصلية والمواد المشابهة للجبريلين تلعب دوراً كبيراً في تطور الثمار تحت الظروف الطبيعية - ولم يعرف بالضبط هل هذه الظاهرة تمثل أثراً مباشراً للجبريلينات أو تمثل تفاعلاً بين الجبريلينات والأوكسين الطبيعي والأصل في النبات - ونحن نعرف على أي حال أن البذور الحديثة في أثناء تطورها تحتوي على كميات عالية نسبياً من الجبريلين - وعندما تنضج البذور ويقل النمو لاحظ الباحثون أن انخفاض محتوى الجبريلين يكون ملازماً لذلك . والجبريلين المنتج أثناء تطور البذور ينتقل على الأرجح خارج البذور إلى أنسجة الثمرة حيث يبدى أثره في التحكم في تطور الثمرة .

تحرك المركبات المخزنة أثناء الإنبات

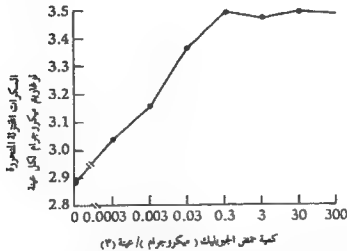
Mobilization of Storage Compounds During Germination

يُظهر القطاع الطولي في إحدى حبوب النجيليات أن الجزء الأكبر من جسم الحبة يتكون من الجنين والأندوسبرم - ويتكون الأندوسبرم من كتلة من الخلايا المحملة بالنشا ومحاطة بطبقة من الخلايا تسمى طبقة الأليرون aleurone . وبالطبع فإن الجنين يمثل نبات

المستقبل - ويعتمد نمو الجنين أثناء الإنبات على تحرك النشا المخزن في الإندوسيرم ونحن نعى بالتحرك mobilization بالتحطيم أو الانحلال الإنزيمى للنشا المخزن إلى سكرات بسيطة وانتقال هذه السكريات إلى الجنين - حيث تمدّه بمصدر الطاقة اللازم للنمو .

وحتى عام ١٩٥٨ م كان العلماء يظنون أن الأندوسيرم يلعب دوراً سلبياً في عملية الإنبات وأن الجنين يعطى الإنزيمات لتكسير وانحلال وتحريك النشا الاحتياطي والمخزن في الأندوسيرم ولكن العالم الياباني يومو Yomo (80) أثبت أن أندوسيرم الشعير المفصول عن الجنين والمخضن معه في نفس دوق المزرعة تحت الظروف الهوائية - أعطى نشاطاً لإنزيم الأميليز ولم يلاحظ أى نشاط لإنزيم الأميليز في دوارق المزرعة الخاصة بالجنين وبالأندوسيرم المخضنان بمفرديهما فقط . واستنتج يومو Yomo من هذه التجربة أن نشاط لإنزيم الأميليز في الأندوسيرم يتحكم فيه عامل غير معروف ينتجه الجنين - ولقد استخلص كل من يومو Yomo (81,82) وبالج Paleg (55,56) من تجاربهما المستقلة أن هذا العامل الغير معروف كان الجيريلين (لاحظ شكل ١٩ - ٨) .

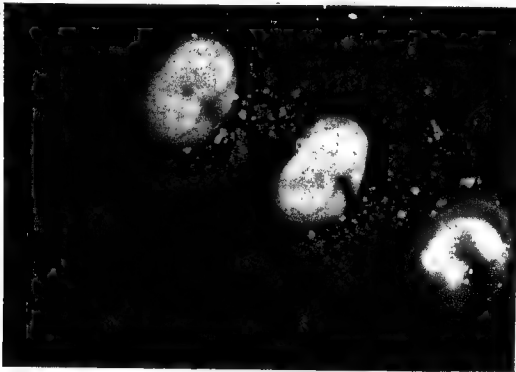
وكلا من الباحثان المذكوران سابقاً أثبتا أن الجيريلين المستعمل خارجياً أمكنه تنبيه وتنشيط لإنزيم الأميليز في إندوسيرم الشعير المفصول isolated .



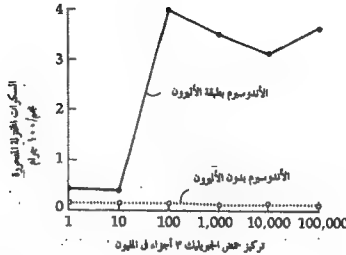
شكل ١٩ - ٨ : تكسير أو تحلل النشا في نسيج الأندوسيرم والذي سببه الجيريلين بعد التحضين لمدة ٢٤ ساعة .

ولقد كان بالـ *Palag* (55,56,58) قادراً لأن يثبت أن إنزيمات ألفا - أميليز وبيتا - أميليز كانا موجودين في بيئة المزرعة المحتوية على الإندوسيم المعامل بالجبريلين . ويوضح شكل (١٩ - ٩) انحلال نشا الإندوسيم تحت تأثير حمض الجبريليك في حبوب الشعير والتي أنزل منها الجنين .

وأظهرت الدراسات بعد ذلك بسرعة أن طبقة الأليرون هي التي تكون حساسة لحمض الجبريليك - وكما هو مشاهد في شكل (١٩ - ١٠) أن إزالة طبقة الأليرون تجعل الإندوسيم غير حساس بالكامل للمعاملة بالجبريلين (48) - وأظهرت الدراسات التالية أن معاملة طبقة الأليرون المفصولة بمحضر الجبريليك (لاحظ شكل ١٩ - ١١) يسبب إفراز الإنزيمات التحليلية اللازمة لهضم نشا الإندوسيم 6, 57, 72, 73 - وتقول في النهاية أن دراسات الميكروسكوب الإلكتروني أظهرت أن معاملة طبقة الأليرون بمحضر الجبريليك يسبب تأثيراً عميقاً في التركيب اللانهائي (الدقيق) *ultra structure* لهذا النسيج (27) وتكون التأثيرات واضحة في حبوب الأليرون *aleurone grains* وأغشيتها .



شكل ١٩ - ٩ : أنصاف حبوب الشعير المعقمة والمعاملة على سطحها بنصف سم^٣ ماء (يمين) ، واحد جزء في المليون من حمض الجبريليك (في الوسط) مائة جزء في المليون من حمض الجبريليك (يمين) - وأخذت الصور الفوتوغرافية بعد ٤٨ ساعة من المعاملة - ويلاحظ أن هضم أو انحلال النشا حدث في أنصاف الحبوب المعاملة بمحضر الجبريليك .



شكل ١٩ - ١٠ : تأثير حمض الجبريليك و GA على تحلل النشا في نسيج الألدوسيوم بطبقة الأليرون - وبدون طبقة الأليرون .

From data of A.M. Macfeod. and A.S. Millar. 1962. J.Inst. Brewing 68:322. Redrawn from J.van Overbeek, 1962. Science 152:721 Copyright 1962 by the American Association for the Advancement of Science.

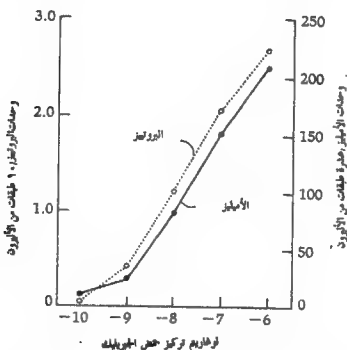
وأظهرت النتائج المتحصل عليها بعد عزل طبقة الأليرون من حبوب الشعير وتحضيرها مع حمض الجبريليك - بوضوح أن خلايا الأليرون تفرز الإنزيمات التحليلية المختلفة - وهي ألفا - أميليز α -amylase ، ريبونوكليز ribonuclease ، بيتا - ١ ، ٣ - جلوكانيز β -1,3-glucanase ، بروتيز protease ، بيتا ، أميليز β -amylase وكذلك على الأرجح بعض الإنزيمات التحليلية الأخرى التي لم تعرف هويتها . وتبعاً لأبحاث فارنر ومساعدوه (72,73) Varner ، وبنيت وكرزيبيل Bennett and Chrispeels (2,8,9,10) والتي أظهرت بوضوح مع استثناء إنزيم بيتا - أميليز - أن الإنزيمات السابقة الذكر تخلق من جديد do novo كنتيجة لتنبيه حمض الجبريليك لخلايا الأليرون - أما إنزيم بيتا - أميليز فيكون مكتمل التكوين ولكنه يفرز فقط في وجود حمض الجبريليك .

ويقصد التخليق من جديد لإنزيمات - التحليل المائي hydrolases بأنها تتكون حديثاً بعد تنبيه حمض الجبريليك لخلايا الأليرون - وبالعكس فإن إنزيم بيتا - أميليز يكون موجوداً في الصورة التي خلق بها سابقاً كبروتين غير نشط ، والذي في وجود حمض الجبريليك يصبح نشطاً ويفرز .

ولقد تمكن فارنر Varner باستخدام نظير الأوكسيجين الثقيل في الماء ($H_2^{18}O$) من إثبات التخليق الجديد de novo synthesis لإنزيم ألفا - أميليز والبروتيز . وتتضمن

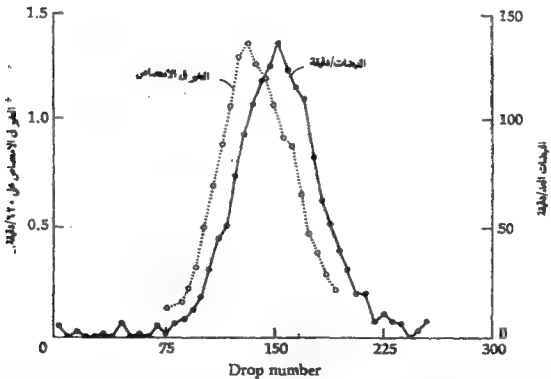
الأحداث المبدئية في تنبيه خلايا الأليرون بحمض الجبريليك - تحلل البروتينات المخزنة - وكما هو معروف فإنه أثناء تحلل الببتيدات peptide - يحتاج تكوين مجموعة الكربوكسيل للأحماض الأمينية الحرة (الناتجة عن التحليل) إلى إضافة الماء - فإذا حضنت خلايا الأليرون مع حمض الجبريليك GA_3 والماء الذي به الأوكسيجين الثقيل $(H_2^{18}O)$ - فإن الأحماض الأمينية الناتجة عن التحليل تكون موسومة بالأوكسيجين الثقيل (^{18}O) - وهكذا في الخطوات التالية عندما تتكون الإنزيمات الجديدة (الفا - أميليز ، بروتيز ، وهكذا) - أى تخلق من جديد *de novo* - فإن تركيبها الابتدائي يتكون من أحماض أمينية موسومة أى مميزة ذرياً - وتكون هذه الإنزيمات أثقل عن مثيلاتها المنتجة عند تحضين خلايا الأليرون مع حمض الجبريليك مع الماء العادى $(H_2^{16}O)$

وتسمى العملية التى يتم بواسطتها تكوين إنزيمات جديدة (بروتينات) موسومة بنظير ثقيل باسم كثافة الوسم (الترقيم) density labeling وبمجرد أن تتحرر الإنزيمات من خلايا الأليرون ويدب فيها النشاط - يعمل مستخلصات لعينات المقارنة (الكنترول) - ومستخلصات للبروتين ذو الكثافة - الموسومة density-labeled -



شكل ١٩ - ١١ : تحرر إنزيمى الأميليز والبروتيز من طبقات الأليرون كاستجابة للتركيزات المختلفة من حمض الجبريليك GA_3 .

ويجرى لهذه المستخلصات نوعاً ما من أنواع الطرد المركزي المتوازن يسمى (isopycnic equilibrium centrifugation) على سرعة ٤٥,٠٠٠ (لقة في الدقيقة) لمدة سبعين ساعة في محلول متدرج من كلوريد السيزيوم cesium chloride - والناتج موضحة في شكل (١٩ - ١٢) - وكما يمكن أن نرى أن الجزء البروتيني الأثقل يدل على وجود الأوكسيجين الثقيل (^{18}O) وفي خلايا الأليرون التي أمدت بالماء الذي به الأوكسيجين الثقيل (H_2^{18}O) فإن الأوكسيجين الثقيل يدمج في مجاميع الكربوكسيل الناتجة عن تحلل البروتينات الموجودة - وتدمج الأحماض الأمينية الموسومة بدورها في إنزيم ألفا أميليز المخلق من جديد (do novo) - وتدل البراهين على أن جميع الأميليز المتكون تحت تأثير حمض الجيريليك يخلق من جديد من الأحماض الأمينية التي تحررت من تحلل البروتين الذي كان موجوداً سابقاً .



شكل ١٩ - ١٢ : التوزيع النسبي للنشاط الإشعاعي لإنزيم - ألفا - أميليز الموسوم بـ (^3H) - وإنزيم ألفا - أميليز الموسوم بـ (^{18}O) من خلايا الأليرون المعاملة بمحلول الجيريليك (GA) والمعزولة بنظام الطرد المركزي المتوازن isopycnic equil. Centri. لاحظ أن توزيع إنزيم ألفا - أميليز الموسوم بـ (^{18}O) والمخلق في خلايا الأليرون المعاملة بمحلول الجيريليك H_2^{18}O يكون ذو كثافة أعلى بالمقارنة بألفا - أميليز الموسوم ^3H .

آلية (ميكانيكية) عمل الجبريلينات

Mechanism of Action of Gibberellins

إن حث النشاط الإنزيمي في الأنديوسيرم بمحضر الجبريليك (GA_3) أدى إلى اقتراح أن العمل أو الفعل الأساسي لهذا المنظم لنمو النبات ربما يكون كما هو الحال مع الأوكسينات قريباً من مستوى الجين *gene* . وفي الواقع - فإن الدراسات قد أظهرت أن هناك أربع إنزيمات على الأقل تخلق من جديد *de novo* نتيجة للمعاملة بالجبريلين وهي إنزيمات ألفا - أميليز ، وريبونيكليز ، بيتا - ١ ، ٣ - جلوكانيز (α -amylase, ribonuclease) و 1,3-glucanase (29, 73 β) - وهذا البرهان يدل بالتأكيد على مشاركة RNA المخلوق جديداً كنتيجة لتنشيط DNA من خلال كبح *derepression* أو تنشيط *activation* جين واحد أو أكثر - ولقد نالت هذه النظرية دعماً من الحقائق التي دلت على أن المركبات التي تثبط تخليق RNA وهي (8- azaguanine, actinomycin-D) ٨ - أزاجوانين و أكتينوميسين

- د - وكذلك المركبات التي تثبط تخليق البروتين وهي الـ "cycloheximide and puromycin" سيكلوهكسيميد و بيوروميسين كلها تثبط تخليق الإنزيمات الذي يسببه الجبريلين في طبقات الأليرون (72, 73) .

وأبسط التوضيحات لسلسلة الوقائع - هي أن الجينات الخاصة بإنزيم ألفا - أميليز أو البروتيز - تكون مكبوحة قبل إنبات البذور - وفي خلال مرحلة الإنبات المبكرة يفرز اثنين عامل مؤثر *effector* وهو حمض الجبريليك - الذي ينتقل إلى خلايا الأليرون وبمجرد أن يصل إليها يسبب تنشيط أو فك كبح *derepression* الجينات المتحكممة في تخليق الإنزيمات (ألفا - أميليز ، بروتيز ، بيتا - ١ ، ٣ - جلوكانيز) .

وجزء DNA المنشط أو المفكوك كبوجه ينتج RNA جديداً والذي بدوره ينتج بروتيناً جديداً . ولقد تلقى هذا التوضيح دعماً من أبحاث إيفينز وفارنر (17) Evins & Varner - فلقد وجدوا أن هناك زيادة في تكوين البولي ريبوزومات *polyribosomes* وزيادة في تخليق الريبوزومات *ribosomes* والشبكة الأنوبلازمية بعد ٢ - ٤ ساعات من المعاملة بـ (GA_3) لخلايا طبقة الأليرون المعزولة (نظام الأليرون المعزول) - هذا بالإضافة إلى أن الدراسات قد أظهرت أن البولي ريبوزومات المتكونة حديثاً تكون مسؤولة على الأقل عن بعض الإنزيمات المتكونة من جديد (ألفا - أميليز) في نظام خلايا الأليرون المعزول (17) .

ومن المهم أن نلاحظ بالإضافة إلى مثبطات الـ RNA ومثبطات تخليق البروتين السابقة الذكر - أن المثبطات الموجودة طبيعياً مثل حمض الأبسيسيك (ABA) تثبط أيضاً تخليق الإنزيمات التي يسببها حمض الجبريليك في طبقات الأليرون الخاصة بمجنوب الشعير (7, 8, 9, 10, 17) ويشبه تأثير حمض الأبسيسيك (ABA) من هذه الناحية تأثير ٨ - أزاجوانين (8- azaguanine) وهو مثبط لتخليق RNA .

ويبدو أن الجبريلينات لها المقدرة على إعاقه شيخوخة الأوراق لأنواع معينة من النبات - ويبدو أن هذا الأثر له علاقة بمقدرة الجبريلينات في أن تسبب تخليق بروتينات و RNA جديدها - وبإستطاعتنا أن نشاهد أثر الجبريلين على شيخوخة الأوراق وذلك بعمل تجربة معملية بسيطة - وفي هذه التجربة فإننا نقارن احتفاظ الأقراص الورقية لنبات الحميض Rumex بالكلوروفيل - وذلك في حالة وضعها طافية على محلول من الجبريلين - بالأقراص الورقية الطافية على الماء (معاملة المقارنة) - ونجد أن الأقراص الورقية الطافية على محلول الجبريلين تحتفظ بصبغة الكلوروفيل لمدة أطول من الوقت بالمقارنة بمثليتها الطافية على الماء .

ومن المعروف أن الإصفرار هو أول إشارة أو علامة مرئية للشيخوخة ويكون مصحوباً بتخفيض المقدرة على تخليق البروتين و RNA .

Gibberellin Interaction with DNA

تفاعل الجبريلين مع DNA

إذا كانت الهرمونات النباتية phytohormones مثل الجبريلينات تنشط وتنبه تخليق RNA والبروتين وتحث تخليق إنزيمات خاصة - فمن المحتمل جداً أن يحدث تفاعل بين DNA أو/مع RNA والجبريلينات النشطة active gibberellins - والمعلومات المتاحة تقترح بشدة على الأقل أن بعض الأوكسينات ، والسيبتوكينينات والجبريلينات تؤثر على الخواص الطبيعية لحمض دى اوكسى ريبونوكليك (28, 35) DNA - فمثلاً لقد وجد أن إندول حمض الخليك (I.A.A) والكينتين Kinetin وحمض الجبريليك (GA₃) عندما إلى أن الهرمونات النباتية السابقة الذكر يبدو أنها تؤثر في التفاف coil لولب (حلزون) الـ DNA (DNA helix) ويقللوا من درجة ارتباط الكروماتين مع البروتين chromatin-protein وذلك في تجارب أنابيب الاختبار in vitro (28) ولقد وجد أيضاً أن حمض الجبريليك GA₃ يرتبط بصفة خاصة بمجزيئات DNA الغنى بقواعد أدينين - ثيمين

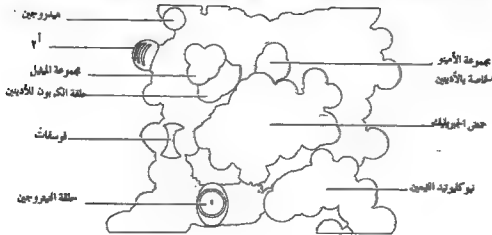
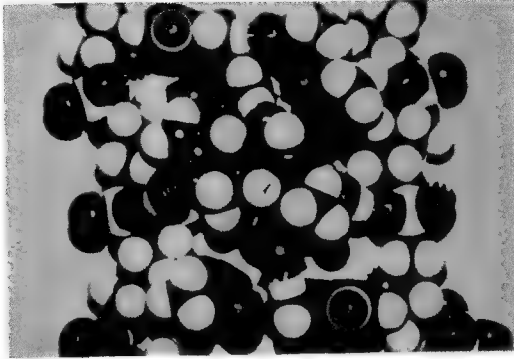
adenine-thymine (36, 53) وارتباط حمض الجبريليك مع DNA يسبب تكوين عقداً أو عرواً على شكل دائري في حمض دى اوكسى ريبونوكليك النووى nuclear DNA - فضلاً عن ذلك فقد وجد سنير ، كسلر Snir & Kessler (68) أن هناك تفاعلات تعاونية synergistic وتضادية antagonistic بين بروميد الأثيديوم ethidium bromide وبين حمض الجبريليك وGA في تشجيع نمو السويقة الجنينية السفلى للخيار cucumber والمعروف أن بروميد الأثيديوم ethidium bromide عامل مقحم بينى intercalating agent أى أنه يرتبط مع DNA بين أزواج القواعد المتتابعة - وهذا يؤدى إلى اقتراح أن الجبريلينات والهرمونات النباتية الأخرى من المحتمل أن تعمل بطريقة مشابهة لبروميد الأثيديوم .

ولقد أوضح عمل ويزام ، وهندرى وتشبان Witham, Hendry & Chapman مع نماذج الحشو الفراغية space-filling models أن التفاعل بين DNA والهرمونات النباتية محتمل الحدوث من الوجهة الكيميائية (25,76) - ولا نعرف بالضبط ما إذا كانت هذه التفاعلات بين الهرمونات النباتية و DNA تكون مهمة للمجال الفسيح من الاستجابات الكيميائية الحيوية والفسيولوجية لهذه الهرمونات أم لا - وما زالت هذه النقطة افتراضية حتى الآن .

هذا ويمكن استخدام نماذج الحشو الفراغية لحمض الجبريليك وGA لنرى احتمال حدوث إقحام بينى للهرمونات النباتية داخل جزيء DNA (لاحظ شكل ١٩ - ١٣) . لذلك فإن المعلومات الكيميائية اللازمة لتركيبة هرمون نباتي محدد والذي أقحم بين جزيء DNA تؤدى على الأرجح إلى محور القالب أو الطبعة template التى تتحكم فى العديد من الاستجابات الخاصة بالنمو وكذلك فى الواقع دفع أو حث الإنزيمات على أقل تقدير .

تفاعلات الجبريلين والأوكسين Gibberellin and Auxin Interactions

تقارن الجبريلينات عادة بالأوكسينات فى نشاطها البيولوجى - ويوضح جدول (١٩ - ١) ملخصاً للتأثيرات الكبرى لهذين القسمين من الهرمونات - ولقد عرفنا أن الجبريلينات تكون نشطة على نظم نمونباتية عديدة - والتى تكون الأوكسينات نشطة فيها أيضاً مثل استطالة الخلايا ، عقد الثمار والأزهار ، ويتبادر إلى ذهن الإنسان السؤال - عما إذا كانت الجبريلينات تعمل من خلال توسط (وساطة) الأوكسينات auxin- mediation أى أن الجبريلينات تشجع تخليق ، أو انتقال أو عمل أو تثبيط



شكل ١٩ - ١٣ : نموذج حشو - فراغى يوضح التفاعل الذى يكون على درجة عالية من الدقة بين

الجيريلين و DNA

Photo by F.H. Witham.

الأوكسينات فى النبات - وتكمن الإجابة عن هذا السؤال فى الدراسة الخاصة بأثر الجيريلين على نبات البسلة المتقزم (9 progress No. 54) .

واستعمال الجيريلين لهذا النبات الأخضر الكامل يسبب استطالة السلاميات بدرجة كبيرة - وعلى النقيض من ذلك فإن استعمال إنزول حمض الخليك يكون عديم الأثر - وإذا فصلت السلاميات ووضعت فى بيئة بها محاليل منظمة buffered medium - فإن استجابة هذه السلاميات إلى كل من إنزول حمض الخليك وحمض الجيريليك كل على

حدة تكون طفيفة - أما إذا أضيف الإثنان مع بعضهما (GA + IAA) في البيئة فإننا نلاحظ أثرهما التعاوني synergistic-effect الواضح على استطالة السلاميات (أكثر من التأثير الإضافي) - والاقترح المقدم لتفسير هذه الظاهرة هو أن حمض الجبريليك يعتمد على إنزول حمض الخليك في إظهار أثره . وأن السلاميات المفصولة excised قد أبعدت عن المرستيم القمي apical meristem والذي تحصل منه على الإمداد الأوكسيني - وبإضافة الأوكسين إلى محلول البيئة خفف من هذا النقص - هذا بالإضافة إلى أن النباتات المفصولة القمة decapitated plant لا تستجيب لاستخدامات حمض الجبريليك (1) - هذا وقد أثبت العديد من الدراسات أن الجبريلينات والأوكسينات مختلفة تماماً وأنها تعمل باستقلال عن بعضها البعض . فمثلاً وجد أن قطع ساق البنسل ذات الشحوب الظلامي تستجيب لكلا من الجبريلين وإنزول حمض الخليك عند استعمالهما جدول ١٩ - ١ : ملخص لبعض التأثيرات الكبرى للأوكسينات والجبريلينات .

النشاط الاستجابي	الأوكسينات	الجبريلينات
السيادة القمية .	يشجع	ليس له تأثير
استطالة غمد ريشة الشوفان	يشجع	ليس له تأثير
استطالة الساق والأزهار في النباتات ذات النمو المتعدد	ليس له تأثير	يشجع
ذات الحولين والغير مرتبة وكذلك ذات اليوم الطويل	يشجع	ليس له أثر
تكوين الكاللي في نخاع الدخان	ليس له تأثير	يشجع
احتفاظ الأوراق المفصولة بالكلوروفيل	يشجع	يشجع
نمو السوق الجينية السفلى الكاملة الخاصة	يشجع	يشجع
بنات الخيار	يشجع	ليس له تأثير
نمو قطع الساق لنبات البصلة القزمية	ليس له تأثير	يشجع
نمو الساق الكامل لنبات البصلة القزمية	يشجع	ليس له تأثير
حركة الاستجابة الموضعية العلوية	يشجع أو يثبط	ليس له تأثير
تساقط الأوراق	يشجع	يشجع
تكوين الثمار اللاابدية (العظامم)	يشجع في السوق وليس له تأثير في الجذور	في بعض الأحيان لا يشجع في السوق أما الجذور فليس له تأثير عادة
الانتقال القطني	يشجع	ليس له تأثير
تشقة الجذور	يشجع	ليس له تأثير
نمو الجذور	يشجع	ليس له تأثير
إنبات البذور وكسر الكمون	ليس له تأثير	يشجع

بمفردهما - وعندما يستعمل مع بعضهما فإن تأثيرهما يكون إضافي ليس إلا (نقط) 32,60 additive وهذا يدل على أن لكل منهما عمله المستقل، وفي الواقع فلقد وجد هلمان و بيرفر Hillman & Purves أن حمض الجبريليك قد شجع استطالة قطع ساق البسلة مع وجود مستويات مثبطة من إندول حمض الخليك ومرة ثانية يدل هذا على الفعل المستقل لكل منهما - وأخيراً فإن تأثير حمض الجبريليك في تحريك الكربوهيدرات المخزنة في اندوسبرم الشعير لا يحتاج إلى توفر أو وجود الأوكسين الداخلي (11) endogenous auxin ولقد وجد الباحثون أن المثبطات التنافسية competitive inhibitors لنشاط الأوكسين (IAA) أى مضادات الأوكسين antiauxin تكون غير تنافسية مع الجبريلينات وذلك في استطالة قطع سيقان البسلة (32) - بمعنى أن زيادة تركيز الجبريلين لا تتغلب على الأثر المثبط لمضاد الأوكسين « المثبط التنافسي للأوكسين » .

ويعتقد كثير من الباحثين أن الجبريلينات ربما يكون لها تأثير على إنزيم أكسدة إندول حمض الخليك (أو أكسيداز إندول حمض الخليك) IAA-oxidase يكون نتيجته وجود ميكانيكية لتوفير الأوكسين - أى أن مستوى الأوكسين يرتفع في النبات نتيجة لتأثير الجبريلين على إنزيم أو أكسيداز إندول حمض الخليك .

وأظهرت الأبحاث أن حمض الجبريليك يثبط جزئياً نشاط إنزيم أو أكسيداز إندول حمض الخليك IAA oxidase في المستخلص الإنزيمى المزرعة نسيج الثورم التاجي الذي يسببه قطر (Parthenocissus tricuspidata) (75) . وقد وجد جالستون ومك كيون Galston & McCune (20) أن معاملة نباتات البسلة والذرة القزميتين بالجبريلين يخفض نشاط إنزيم أو أكسيداز إندول حمض الخليك في كلا النباتين . وهذه الظاهرة تؤدي إلى حماية أو وقاية الأوكسين الداخلي من الأكسدة وناقشنا سابقاً الدور الرئيسى لفوق الأوكسيدات peroxide - كمكون في نظام أو أكسيداز إندول حمض الخليك IAA oxidase - ولكن تجارب هلمان و بيرفر Hillman & Purves (26) التي أظهرت أن الجبريلينات تشجع استطالة قطع الساق لنبات البسلة الشاحبة ظلامياً وذلك في وجود تركيزات مثبطة من إندول حمض الخليك - ويبدو أن هذه النتائج تتعارض مع أى اقتراح يفيد أن الجبريلينات تعمل من خلال ميكانيكية توفير أو حماية الأوكسين في النبات - لذلك لا بد أن ندخل في الاعتبار الدراسات العديدة التي دلت على أن الجبريلينات في الواقع تشجع تخليق إندول حمض الخليك - ولقد وجد أن مستويات الأوكسين تزداد في بادرات البسلة وعباد الشمس بعد معاملتها بـ حمض الجبريليك (38) - والأكثر أهمية هو أن حمض الجبريليك وجد أنه يسرع في تحويل التريبتوفان tryptophan إلى إندول حمض الخليك (39) .

ولقد وجد فالدوفينوس ومساعدوه Valdoivinos أن ^{14}C المتحرر من التربتوفان (الموسوم) ^{14}C -1-tryptophan في التحضيرات المستقلة عن الخلية cell-free preparation الخاصة بالمنطقة الطرفية أو القمية لنبات الكوليس Coleus وعباد الشمس - يزداد إذا عوملت المنطقة القمية قبل ذلك بحمض الجبريليك - هذا ومن المعروف أن نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation من الحمض الأميني التربتوفان هي الخطوة المبدئية لتحويله إلى إندول حمض الخليك .

ويبدو أن الجبريلينات والأوكسينات تعمل باستقلال عن بعضهم أو مع بعضهم - وهذا يعتمد على نوع النبات وظروف نموه ونوع الاستجابة تحت الدراسة - ويبدو أن تقرير ما إذا كان الجبريلينات والأوكسينات تعمل مع بعض أو تعمل باستقلال عن بعض ما زلنا أبعد ما نكون أن نصل فيه إلى رأى قاطع وما زلنا نحتاج إلى عمل الكثير من الأبحاث عن هذا المظهر من مظاهر تنظيم النمو النباتي .

الاستعمالات التجارية للجبريلينات Commercial Uses of Gibberellins

باستثناء مبيدات الحشائش فإن استغلال الهرمونات النباتية تجارياً ولم يكن واسع الانتشار في السنوات الماضية - ولكن الاهتمام بإنتاج وتخزين وتوزيع المواد الغذائية أدى بالعلماء في أن يفكروا في إمكانية استغلال العديد من التأثيرات الفسيولوجية للجبريلينات والهرمونات النباتية الأخرى للأغراض التجارية والاقتصادية .

وحديثاً فإن حمض الجبريليك (GA_3 , GA_4) وأحياناً GA_7 يستخدموا لزيادة عدد حبات العنب في العنقود - وفي الواقع فإن معظم المزارعون يرشوا كروم العنب بالجبريلين لزيادة عدد الحبات وحجم العنقود - وكما هو متوقع فإن الجبريلينات تستخدم لزيادة كمية إنزيم ألفا - أميليز في جبوب الشعير المستنبطة والتي تستخدم لإنتاج المولت في صناعة البيرة .

وتشمل الاستعمالات التجارية الأخرى تكوين البراعم الزهرية وعقد الثمار في التفاح والكمثرى - وكذلك لتحسين الحجم واللون والنوعية لثمار العديد من النباتات . وبسبب أن الجبريلينات لها نشاط مضاد للشيوخوخة antisenescence activity مثل السيتوكينينات - فإنه تبدو ذات قيمة في تلطيف فسيولوجيا ما بعد القطف للمحاصيل المختلفة ويدرس العلماء من هذه الناحية على وجه الخصوص ثمار الموالح . وأهم شيء جدير بالذكر هو استخدام الجبريلينات لنباتات قصب السكر Sugar Cane - حيث يشجع استطالة الساق دون نقص في تركيز السكر (كمية السكر في كتلة النسيج) .

ومن الاستعمالات المهمة أيضاً للهرمونات النباتية هي نشاطهم في حالة الخاليط -
 فمثلاً يوجد مستحضر اسمه برومالين promalin يتكون من مخلوط من السيتوكينين (٦ -
 بنزيل أدينين) (6-benzyladenine) cytokinin و (GA₃) و (GA₇) ويكون هذا المخلوط
 نشطاً جداً في زيادة حجم ثمار التفاح وعلى وجه الخصوص صنف red Delicious .

ويجب ألا ننسى النشاط المنظم للنمو الخاص بمثبطات الجبريلين فمثلاً السيكونسيل
 [CCC] cycocel والمعروف بأنه مثبط للتخليق الحيوى للجبريلين (لاحظ شكل
 ١٩ - ١٣) يستعمل على نطاق واسع لإعاقة نمو الكريزانتيم chrysanthemums والبوانسيتا
 Poinsettias (لاحظ شكل ١٩ - ١٤) وذلك في صناعة الزهور في الصوب الزجاجية -
 ولا يستعمل السيكونسيل لهذه النباتات لتحسين نوعية جمالها عن طريق إعاقة نموها فقط -
 ولكن تضيف للمرى استغلالاً أحسن وأكثر للمساحات في الصوبة . وستلعب الجبريلينات
 ومثبطاتها دوراً يزيد أهميته في تحسين نوعية الحياة من خلال عملها كمنظمات لنمو النبات .



شكل ١٩ - ١٤ : نباتات البوانسيتا ^(١) Poinsettia - المعاملة بالسيكوسيل (CCC) أو SADH (B-9) - في الصورة التي على اليسار - كانت المعاملات من اليسار إلى اليمين كالآتي : (١) معاملة المقارنة (الكنترول) (رُش بالماء) (٢) رُش مرة واحدة بالسيكوسيل (٣,٠٠٠ جزء في المليون) - وعومل بعد ثلاثة أسابيع من النقل إلى الأصيص (التفريد) (٣) مبلل مرتان بالسيكوسيل (٣,٠٠٠ جزء في المليون) - وعومل بعد ثلاثة وستة أسابيع من النقل إلى الأصيص (التفريد) - وكانت النباتات عمرها ستة أشهر تقريباً - وارتفاع نباتات معاملة المقارنة (الكنترول) خمس أقدام . في الصورة اليمنى - كانت المعاملات من اليسار إلى اليمين (١) كنترول (رُش بالماء) (٢) رُش مرة واحدة بمركب SADH (B-9) (٣) رُش مرة واحدة بالسيكوسيل (٣,٠٠٠ جزء في المليون) (٤) رُش مرة واحدة بالسيكوسيل (٣,٠٠٠ جزء في المليون) - وعملت جميع المعاملات بعد أسبوعين من النقل إلى الأصيص (التفريد) - وانميت النباتات لمدة ٣ ١/٢ شهر حتى تكون صالحة للتسويق .

(١) هذا النبات من جنس بنت القنصل وهو يتبع عائلة بنت القنصل Euphorbiaceae ويتبع جنس Poinsettia أو قد يعرف اسم الجنس العلمي أيضاً Euphorbia .

أسئلة

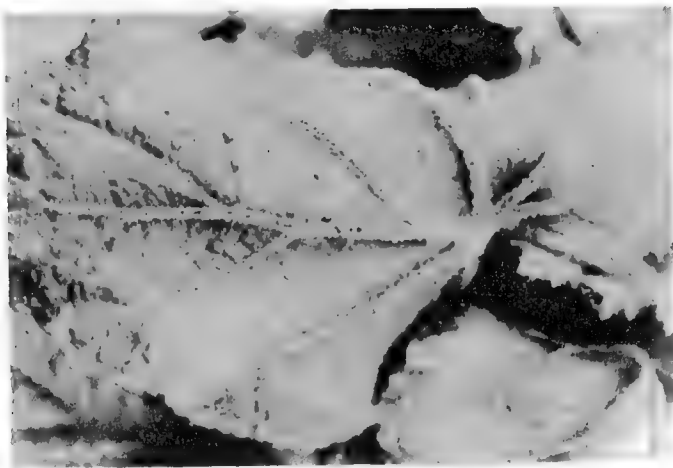
- ١٩ - ١ ما هو مرض bakanae (البادرات المجتونة) وما هي علاقته باكتشاف الجبريلين ؟
- ١٩ - ٢ من الوجهة الكيميائية تعتبر الجبريلينات تريينات ثنائية diterpenes - وضع معنى هذا المصطلح - واذكر أسماء المنتجات الطبيعية الأخرى التي تتبع هذه المجموعة من المركبات ؟
- ١٩ - ٣ أذكر بعض الأسباب التي تعلل وجود العديد من الجبريلينات في عالم النبات ؟ وهل كلها تلعب دوراً في نمو النبات أم أنها تكونت فقط كنواتج ثانوية للتفاعلات الأخرى ؟
- ١٩ - ٤ ما هي علاقة كل من حمض الميفالونيك mevalonic acid و geranylgeraniol pyrophosphate و Copalyl pyrophosphate مع بعضها البعض ؟
- ١٩ - ٥ هل ينتقل الجبريلين بطريقة قطبية ؟ وضع ؟
- ١٩ - ٦ أذكر ستة من الاختبارات الحيوية المستخدمة لتقدير والكشف عن الجبريلينات - مع ذكر الاستجابة الأساسية لكل اختبار حيوى - وهل ما زالت هذه الاختبارات الحيوية تستخدم ؟ ولماذا تستخدم أو لا تستخدم ؟
- ١٩ - ٧ أذكر استجابات النبات التي تتأثر بالجبريلينات ؟
- ١٩ - ٨ هل ترجع كل حالات التقزم في النباتات إلى النقص في حمض الجبريليك ؟
- ١٩ - ٩ هل يطلق على حمض الجبريليك « هرمون الإزهار » بناءً على المعلومات المتاحة حالياً ؟
- ١٩ - ١٠ اشرح الأحداث التي تحدث خلال إنبات حبوب الشعير من وقت تحرر حمض الجبريليك من الجنين - مع بيان مكان عمل هذا الهرمون النباتي (المكونات الخلوية والنسيج) ؟
- ١٩ - ١١ أذكر المشططات التي يبدو أنها توقف عمل الـ (GA₃) في حبوب الشعير ؟ ما هي الخلايا المستهدفة التي تعمل فيها هذه المشططات ؟
- ١٩ - ١٢ ما هي الحقائق الدالة على أن الجبريلينات تتفاعل مع الأحماض النووية ؟
- ١٩ - ١٣ ما هي أوجه التشابه وأوجه الاختلافات بين الأوكسينات والجبريلينات بالنسبة لاستجابات النباتات المختلفة ؟
- ١٩ - ١٤ أوصف بعض الاستعمالات التجارية للجبريلينات ؟ هل يمكنك أن تقترح استعمالات أخرى يمكن استخدامها في المستقبل ؟
- ١٩ - ١٥ إن الجبريلينات المستعملة خارجياً ربما لا تكون بدرجة نشاط الجبريلينات الموجودة طبيعياً في النباتات المختبرة - ما هي بعض أسباب هذه الاختلافات ؟

قراءات مقترحة

- Barendse, G.W.M. 1975. Biosynthesis, metabolism, transport and distribution of gibberellins. In H.N. Krishnamoorthy, ed., *Gibberellins and Plant Growth*. New Delhi: Wiley Eastern Limited.
- Chrispeels, M.J., and J.E. Varner. 1967. Hormonal control of enzyme synthesis: on the mode of action of gibberellic acid and abscisin in aleurone layers of barley. *Plant Physiol.* 42:1008-1016.
- Hedden, P., J. MacMillan, and B.O. Phinney. 1978. The metabolism of the gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol* 29:149-192.
- Jacobsen, J.V. 1977. Regulation of ribonucleic acid metabolism by plant hormones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:537-564.
- Leopold, A.C., and P.E. Kriedemann. 1975. *Plant Growth and Development*, 2nd ed. New York: McGraw-Hill.
- MacMillan, J. 1977. Some aspects of gibberellin metabolism in higher plants. In P.E. Pilet, ed., *Plant Growth Regulation*. New York: Springer-Verlag.
- Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
- Skoog, F. 1980. *Plant Growth Substances*. 1979. Proc. 10th Int. Conf. *Plant Growth Substances*. New York: Springer-Verlag.
- Thimann, K.V. 1974. Fifty years of plant hormone research. *Plant Physiol.* 54:450-453.
- Varner, J.E., and D.T. Ho. 1976. Hormones. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
- Wareing, P.F., and I.D.J. Philips. 1978. *The Control of Growth and Differentiation in Plants*, 2nd ed. New York: Pergamon Press.



السيٲوكينينات والإيثيلين وحمض الأبسيسيك Cytokinins, Ethylene and Absciscic Acid



- ورقة نبات بيجونيا ركس (Begonia rex) تامة البرؤشت بالسيٲوكينين . لاحظ تكوين المجموع الخضرى المنتشر على طور البروق . يمكن تكاثر المجموع الخضرى مسسلا عن طريق مزوعة الأنسجة (tissue culture) .

Courtesy of Chiko Haramaki, The Pennsylvania State University.



قد أكدنا حتى الآن على دور الهرمونات النباتية التي سبق أن تناولناها بصفة أساسية في الاستطالة الخلوية . وعلى الرغم من أن الأوكسينات والجبريلينات تؤثر على مجال واسع من الاستجابات النباتية والتي تتضمن زيادة عدد الخلايا ، إلا أن علماء النبات يعتقدون أن السيتوكينينات هي المشجعات الرئيسية للانقسام الخلوى . وربما يكون من أكثر الاكتشافات إثارة في مجال البحث عن مركبات تسبب تشجيع وحث إنقسام الخلية هو بصفة خاصة اكتشاف الكينتين kinetin (أى ٦ - فيورفورييل - أمينو بيورين 6-furfuryl amino purine) . والكينتين والكيموايات التي تمت بصلة له تسمى بصفة عامة بالسيتوكينينات Cytokinins ، وقد أضافت هذه المركبات معلومات جديدة عن التنظيم الهرمونى للتشكل الخارجى للنبات Plant morphogenesis .

نبذة تاريخية

كان تكوين كالوس الجروح wound callus في أجزاء النبات التي تمزقت بوسيلة أو بأخرى (مثل التقليم pruning) من الظواهر المألوفة التي يمكن ملاحظتها . وفى خلال النصف الأخير من القرن التاسع عشر افترض العلماء أن الأنسجة التي أصابها التمزق أو التجريح تنتج مادة ما تنتشر إلى الخلايا السليمة المجاورة للجرح وتنبه فيها النشاط المرستيمى meristematic activity . فى عام ١٩١٣ أوضح هابرلاندت (32) Haberlandt أن المواد المنتشرة من اللحاء (أى منتشرات اللحاء المفرزة phloem diffusates) تنبه تكاثر الخلية cell proliferation فى نسيج درنات البطاطس . كما أوضح هذا العالم أن مستخلص الخلايا التي تمزقت كان له المقدرة فى إحداث النشاط المرستيمى عند إضافته إلى الخلايا السليمة .

أدت الأبحاث المتعاقبة خصوصاً أبحاث كل من ويهملت (124) Wehnelt وبورنر وإنجلش (8) Bonner and English إلى عزل مركب نشط جداً فى استحثاث النشاط المرستيمى فى قرون الفاصوليا الخضراء السليمة ، وقد أطلق على هذا المركب الهرمونى « حمض التريوماتيك traumatic acid » وهو يتكون من سلسلة مستقيمة ثنائية الكربوكسيل ، وتركيبه كالاتى :



ولم يكن تأثير حمض التريوماتيك فى استحثاث الخلايا للانقسام عاماً ، ففى الحقيقة لم تستجب أغلب الأنسجة النباتية لهذا الحمض ، مما أدى إلى اقتراح أنه هرمون خاص بجروح أنسجة قرون الفاصوليا (8) .

أول من أثبت وجود مركبات أخرى غير معروفة وموجودة بصورة طبيعية وتشجع الانقسام الخلوى هو العالم فان أفريك وزملائه (119) van Overbeek and his colleagues أثناء دراستهم لأجنة نبات الداتورة (Datura) الحديثة العمر والنامية في بيقة مزرعة الأنسجة (tissue culture). وقد أثبت فان أفريك أن هناك مواد موجودة في لبن جوز الهند Coconut milk الطازج والغير معقم في الأوتوكلاف لها المقدرة على تنبيه إنقسام وتكشف تميز الخلية cell division and differentiation في جنين نبات الداتورة (Datura stramonium) الحديث العمر جداً وهذه الأجنة لا تمثل ولا تبني عوامل النمو هذه. وبعد ذلك بسنوات قليلة أوضح كابلن وستيوارد (15) Caplin & Steward أن مخلوط مكون من هذه العوامل الموجودة في سائل أندوسيرم جوز الهند وال IAA كان له المقدرة على استحثاث الخلايا البالغة في الانقسام والنمو السريع في مزارع الأنسجة.

في عام ١٩٤٤ م أعلن فان أفريك (120) van Overbeek أن المستخلصات غير المنقاه (أى الختام unpurified extracts) لبويضات الداتورة والخميرة (yeast) وأجنة القمح (wheat germs) وكسب اللوز (أى دقيق اللوز almond meal) تشجع نمو جنين الداتورة النامي في مزارع الأنسجة. ولأن المادة أو المواد المسئولة عن هذه الظاهرة يبدو أنها منتشرة الوجود، لذلك فحص العلماء مصادر نباتية أخرى لاكتشاف وجود المواد المشجعة للنمو الطبيعية الداخلية التكوين endogenous growth - promoting substances. أكتشف مك لان وميورنيك (60) McLane & Murneek إحدى هذه المواد في حبوب الذرة النامية في طورها اللبني وأطلقا عليها إصطلاح سينجامين syngamin وهذه التسمية نشأت بسبب وجود هذه المادة بكميات كبيرة في حبوب الذرة النامية بعد حدوث الإخصاب (fertilization) والذي يطلق عليها علمياً «Syngamy» (أى اتحاد الجاميطات المذكورة والمؤنثة). ومن أوجه عديدة فإن السينجامين يبدو أنه مشابه للزيوتين (Zeatin) من الناحية الكيميائية والبيولوجية والذي عزل فيما بعد وحُدثت خواصه من حبوب الذرة ذات طور النضج اللبني، إلا أن السينجامين syngamin لم ينقى ولم تعرف هويته (أى تركيبه الكيميائى). وعلى أى حال فبعد ذلك بمدة طويلة أوضح كل من نيتين وبوشيسن (86, 87) Netien & Beauchesne أن مستخلصات الطور اللبني لحبوب الذرة تشجع إنقسام الخلية بسبب وجود العديد من العوامل النشطة والتميزة عن الأوكسينات (خلافاً للأوكسينات).

وكما ذكرنا سابقاً أن هيرلاندت Heberlandt أثبت في أوائل أعوام ١٩٠٠ م أن المواد المنتشرة من اللحاء (منتشرات اللحاء) تنبه وتحت تكاثر الخلايا في نسيج درنات

البطاطس: وفي أوائل الخمسينات من القرن العشرين لاحظ كل من جابلونسكي وسكوج (42) Jablonski & Skoog أن خلايا النسيج الوعائي تحتوي على مواد تنبه وتحث انقسام خلايا نباتات الدخان [*Nicotiana tabacum* c.v. Wisconsin No.38]. وامتداداً لهذا العمل درس كارلوس أ. ميلر Carlos O. Miller ، في أبحاثه التي أجريت في ويسكونسن كمدارس لما بعد الدكتوراه post doctoral student ، العديد من المصادر الطبيعية للمواد التي تشجع انقسام الخلية ، ولاكتشاف نشاط هذه المواد ابتكر فريق العمل في جامعة ويسكونسن اختباراً حيويّاً حساساً وخاصاً بالعوامل التي تسبب تنشيط انقسام الخلايا وهو استخدام قطع من سيقان نخاع ^(١) الدخان tobacco stem pith segments . وقد لاحظوا في البداية أن خليط مستخلص الخميرة مع أندول حمض الخليك أظهر نشاطاً مثله في ذلك مثل لبن جوز الهند في تنشيط انقسام الخلايا المستمر في قطع نخاع ساق الدخان المنزرعة في مزارع الأنسجة . وبما أن مستخلص الخميرة يكون ميسوراً ويمكن الحصول عليه بكميات كبيرة ، لذلك فقد استخدم كمصدر لمثل هذه المواد النشطة . وأوضح ميلر Miller وزملاؤه فيما بعد أن المادة النشطة من المحتمل أن تكون بيورين purine . أوضح سكوج Skoog ومجموعته من قبل أن الأدينين (adenine) وهو من البيورينات purines يظهر تشجيعاً قليلاً للنشاط الانقسامي للخلايا في حالة اختباره بطريقة الاختبار الحيوي لنخاع ساق الدخان . بعد ذلك أكتشفت مصادر غنية للبيورينات ، وعلى وجه الخصوص « DNA الحيوانات المنوية للرنجة » « herring sperm DNA » والتي خزنت لفترة من الوقت تحت الظروف العادية حيث وجد أنها تحتوي على منشط نشط جداً في استحثاث انقسام الخلايا عند تقييمه بالاختبار الحيوي لنخاع ساق الدخان .

وعلى الرغم من أن الـ DNA الطازج [fresh (nonaged) DNA] لم يكن له نشاط في هذا الشأن إلا أن الـ DNA المُعتَق (أى المخزن) أو المعقم في الأوتوكلاف ^(٢) autoclaved ينتج مواد نشطة في استحثاث انقسام الخلايا . وكان من نتيجة هذه الأبحاث أن تمكن ميلر Miller وزملاؤه (76, 77) من عزل وتنقية مركب بيوريني على صورة بللورية من « DNA الحيوانات المنوية للرنجة » ^(٣) ، وتوصلوا إلى تركيبة الكيميائي

(١) بالطبع خلايا نخاع ساق الدخان خلايا بالغة أى غير مرستمية واستحثاثها على الانقسام لا يتأق إلا باستخدام مثل هذه المركبات .

(٢) المقصود من هذه المعاملات أن التخزين (التعيق) أو المعاملة بالحرارة العالية تحت ضغط قد تسبب تفكك جزئى للـ DNA فتتج مثل هذه المواد النشطة في استحثاث انقسام الخلايا البالغة

ووجدوه ٦ - فير فوريل أمينو يورين « 6-furfuryl amino purine » ، وأطلقوا عليه اسم كينتين Kinetin لأنه يسبب تشجيع انقسام الخلايا Cytokinesis في مزارع أنسجة خلايا الدخان . ومن المدهش حقاً والمتناقض أيضاً أن المواد ذات التأثير الهام لثم النبات مثل أندول حمض الخليك والكينتين قد عُزلت في البداية من مصادر غير نباتية .

لقد تمكن هال ودى روب Hall & de Ropp (34) من تصنيع الكينتين ، فقد وجدوا أن وضع مخلوط من فير فوريل الكحول furfuryl alcohol والأدينين adenine في الأوتوكلاف autoclave وتحت هذه الظروف ينتج الكينتين صناعياً . وعلى ضوء هذه الحقيقة والمعلومات الدالة على أن مركب الكينتين هو ناتج هدمي أو تحلل لمركب دى أوكس أدنينوزين deoxyadenosine لجزء الـ DNA المخزن (أى المعتقد) أو الموضوع في الأوتوكلاف ، لذلك فإن الكينتين يبدو أنه ناتج من صنع (artifact) عملية العزل نفسها .

ونتيجة لاكتشاف الكينتين ابتداءً عصر جديد في أبحاث منبهات انقسام الخلايا في النبات . وحتى الآن لم يُكتشف مركب الكينتين في النباتات على الرغم من احتمال وجوده بصورة طبيعية في النبات كناتج انحلال كجزء من تحولات الـ DNA في النبات .

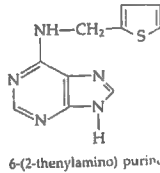
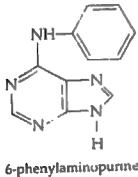
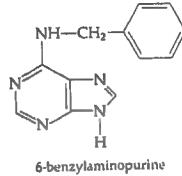
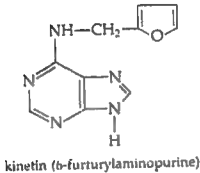
عندما اكتشف الكينتين في البداية ، اقترح العلماء اصطلاح الكينين Kinin كاسم عام للمواد المشابهة للكينتين Kinetin-like-substances ، إلا أن اصطلاح الكينين كان مستعملاً للدلالة على بعض عديدات الببتيد (polypeptide) المعينة والمعزولة من الحيوانات والتي لها خصائص في تنبيه تقلص أو انقباض الأوعية الدموية والعضلات الملساء ، لذلك فقد اختار سكوج Skoog وآخرون (107) اصطلاح « سيتوكينينات » «Cytokinins» وذلك للتمييز بين الهرمونات النباتية عن « الكينينات الحيوانية » «animal kinins» ، وقد لاقى اصطلاح سيتوكينين قبولاً واسع النطاق للدلالة عن المركبات التي تظهر خواص منظمة لثم النبات بطريقة مشابهة للكينتين kinetin-like plant growth-regulating properties .

أدى اكتشاف الكينتين إلى تشجيع التخليق الصناعي لمئات من المركبات المشابهة له ، وتشجيع الدراسات الخاصة بتأثيره على الاستجابات الحيوية المختلفة ، وكذلك تشجيع

(١) مثل هذه الأنسجة والخلايا لها نشاط انقسامى عالى وبالتالي تعتبر من المصادر الجيدة للمواد المشجعة على الانقسام الخلوى .

الأبحاث الخاصة السيتوكينينات الموجودة طبيعياً . وعلى الرغم من أن ميلر Miller وسكوج Skoog وآخرين قد خلقوا واختبروا عدة مئات من المواد المشابهة أو المناظرة للكيتينين وذلك باستخدام العديد من الاختبارات الحيوية ، إلا أن مركبي الكيتينين kinetin و ٦ - بنزيل أدينين 6-benzyl adenine هما أكثر المواد شيوعاً واستعمالاً في الدراسات التي تختص بالتأثيرات الفسيولوجية للسيتوكينينات . ويوضح شكل (٢٠ - ١) تركيبات الكيتينين والعديد من المواد المشابهة والمناظرة له ، وكلها نشطة في تنبيه وتشجيع انقسام الخلايا .

ولقد اتضح من فحص أكثر من مائة مركب نشط من استبدالات N^6 (N⁶-substituted) الكيميائية لمشتقات الأدينين (adenin derivatives) الخلقة صناعياً إلا أن جميع الملاحظات تؤيد فكرة أن مشتقات الأدينين تشكل الجزء الأعظم من السيتوكينينات الموجودة طبيعياً . ويجب ألا يغيب عن ذهننا أن المركبات الأخرى مثل فينيل يوريا phenyl urea والأوكسينات auxins والجبريلينات gibberellins تشجع انقسام الخلايا تحت ظروف معينة .



شكل ٢٠ - ١ : الصيغ التركيبية الكيميائية للكيتينين وثلاث من المركبات المناظرة له . هذه المركبات الأربع نشطة في تشجيع الانقسام الخلوي .

اكتشاف وعزل الزيتين ومشتقاته

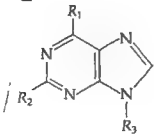
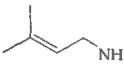
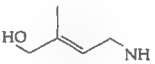
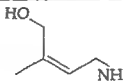
Detection and Isolation of Zeatin and its Derivatives

اعتبر الباحثون الأوائل أن حبوب الذرة [corn (Zea mays)] في طور نضجها اللبني مشابهة نوعاً للأندوسبرم اللبني لجوز الهند . وكما ذكرنا من قبل أن مك كلان وميرنيك McClane & Murneek قد اكتشفا في عام ١٩٥٢ م السينجامين ، وهو عامل نمو مرتبط بامتثالية جنين الذرة ، وبعد خمس سنوات من نشر الأبحاث الخاصة باكتشاف الكينتين ، نشر ميلر أبحاثاً عن عزل يورين له خواص السيوكينين من حبوب ذرة في طور نضجها اللبني . وحدد ميلر Miller في عام ١٩٦١ م خواص هذه المادة ، وتركيبها الكيميائي وهو (٦ - سبستيتويد أمينو يورين (6- substituted amino purine) (أى إحدى استبداليات - أمينو يورين) - وتتكون من خمس - استبداليات - كربونية وتحتوى على مجموعة هيدروكسيل ، ومجموعة ميثيل ، ورابطة زوجية . ولقد تأخر نشر هذه المعلومات حتى عام ١٩٦٤ م (78) . وفي نفس الوقت حصل ليثام Letham على بلورات مركباً أسماه « زيتين » Zeatin « وله نفس مكونات مادة ميلر Miller's substance . وبعد الحصول على خصائص « الطيف الكتلي » « mass spectral » لمركب الزيتين ظهر أنه [٦ - (٤ - هيدروكسي - ٣ - ميثيل - ترانس - ٢ - بيتيل أمينو) يورين] [6-(4- hydroxy -3- methyl- trans-2- butenyl amino) purine] بواسطة ليثام Letham (50,53) . حَضَّرَ هذا الزيتين كل من شو وويلسون (104) Show & Wilson وأثبتا أن مركب الزيتين يوجد بصورة طبيعية وليس ناتج صناعي ينتج أثناء عملية العزل نفسها . ولقد نشرنا ليثام وميلر عام ١٩٦٥ م (55) Letham & Miller أن المركب الذي عملا عليه باستقلال عن بعضهما كان في الحقيقة هو الزيتين Zeatin ، ويوضح جدول (٢٠ - ١) تركيب الزيتين وبعض السيوكينينات الموجودة طبيعياً .

أظهرت الدراسات التي أجراها ميلر وويلسون (78) Miller & Witham عن توزيع الزيتين في نباتات الذرة أنه موجود في الجذور والسيقان والأوراق إلا أن الكمية العظمى من الزيتين توجد في الحبوب أثناء طور نضجها اللبني ، وتشابه الخواص الحيوية للزيتين مع تلك التي للكينتين ولكن في بعض الحالات يكون الزيتين أكثر منه نشاطاً (127) .

جدول ٢٠ - ١ : الأسماء الكيميائية والاختصارات والتركيب ومصادر ثمانية عشر من السبريكينينات الموجودة طبيعياً.

Source: From F. Skoog, personal communication.

المادة	التركيب	المصدر
الاسم الكيميائي والاختصار		بكتيريا فطر نبات وال حيوانات
Chemical Name and Abbreviation	R ₁ R ₂ R ₃	Bac- teria Fungi Higher Plants Ani- mals
6-(3-methyl-2-butenylamino) purine; i ⁶ Ade		+ + + ?
6-(3-methyl-2-butenylamino)-9-β-D-ri- bofuranosylpurine; i ⁶ A	" H rib ⁺	+ + + +
6-(3-methyl-2-butenylamino)-2-methyl- thiopurine; ms ² i ⁶ Ade	" H ₃ CS H	? ?
6-(3-methyl-2-butenylamino)-2-methyl- thio-9-β-D-ribofuranosylpurine; msi ⁶ A	" H ₃ CS rib	+ +
6-(4-hydroxy-3-methyl- <i>trans</i> -2-butenyl- amino) purine; zeatin (i ⁶ Ade)		+ +
6-(4-hydroxy-3-methyl- <i>trans</i> -2-butenyl- amino)-9-β-D-ribofuranosylpurine; ri- bosylzeatin (i ⁶ A)	" H rib	+ +
6-(4-hydroxy-3-methyl- <i>trans</i> -2-butenyl- amino)-2-methylthiopurine; mszeatin (tms ² i ⁶ Ade)	" H ₃ CS H	? ?
6-(4-hydroxy-3-methyl- <i>trans</i> -2-butenyl- amino)-2-methylthio-9-β-D-ribofuran- osylpurine; msribosylzeatin (t-ms ² i ⁶ A)	" H ₃ CS rib	+ +
6-(4-hydroxy-3-methyl- <i>cis</i> -2-butenyl- amino) purine; <i>cis</i> - zeatin (c-i ⁶ Ade)		+ ?
6-(4-hydroxy-3-methyl- <i>cis</i> -2-butenyl- amino)-2-β-D-ribofuranosylpurine; ri- bosyl- <i>cis</i> -zeatin	" H rib	+? +?

الاسم الكيميائي والاختصار	التركيب	المصدر	حيوانات	نباتات	فطر	بكتيريا	Chemical Name and Abbreviation
	R ₁	R ₂	R ₃	Bacteria	Fungi	Higher Plants	Animals
6-(4-hydroxy-3-methyl-cis-2-butenyl-amino)-2-methylthio-9-β-D-ribofuranosylpurine; msribosyl-cis-zeatin (cms ⁴ o ⁶ A)	"	H ₃ CS	rib	+	+	+	
6-(3-methylbutylamino) purine; hi ⁶ Ade		H	H			+	
6-(4-hydroxy-3-methylbutylamino) purine, dihydrozeatin (hi ⁶ Ade)		H	H			+	
6-(4-hydroxy-3-methylbutylamino)-9-β-D-ribofuranosylpurine; ribosyldihydrozeatin (hi ⁶ A)	"	H	rib			+	
6-(3-hydroxy-3-methylbutylamino) purine; 30HiP†		H	H	?	?	+	?
6-(3-hydroxy-3-methylbutylamino-9-β-D-ribofuranosylpurine; 30HiPA†	"	H	rib	?	?	?	?
6-furfurylamino-purine; kinetin		H	H	?	?	?	?
6-(2-hydroxybenzylamino) purine		H	H			+	

* rib = ribosyl

† Not generally accepted as naturally occurring.

وجود السيتوكينينات الطبيعية الأخرى وتوزيعها

Other Naturally Occuring|Cytokinins and Their Distribution

في البداية عُرفت هوية الزيتين « كقاعدة حرة » "free base" ولكن لم تُكشف هوية مشتقاته المختلفة . وفي عام ١٩٦٥ م أمدنا ميلر (73) Miller على وجود « زيتين ريبونيكليوسيد Zeatin ribonucleoside » وزيتين ريبونيكليوتيد Zeatin ribonucleotide في حبوب النرة . وبعد ذلك عَصَّدَ ليذاً Letham (51,52,53) هذه النتائج . ومن عام ١٩٧٢ عُرِزَت السيتوكينينات من مصادر عديدة وبعضها سيتوكينينات طبيعية عادية وبعضها صناعي التركيب كما هو واضح من جدول (٢٠ - ١) . وجميع السيتوكينينات الموجودة طبيعياً حتى الآن هي مشتقات للأيزوبنتينيل أدينين isopentenyl adenine . على سبيل المثال عزل الباحثون الزيتين من راسح مزرعة الريزوبوجن (74) Rhizopogon roseolus ومن بذور القرع العسلي pumkin seed (31) وثمار الفاصوليا (48) Phaseolus vulgaris . كما عزل العلماء أيضاً الريبوكسيل زيتين riboxyl zeatin من مترشحات مزرعة الريزوبوجن (Rhizopogon) (74) ، ومستخلصات جذور الشيكوريا الهندباء Chickory (10) ، ومن أنسجة كالوس سلالات متنوعة من فول الصويا (79) ، ومن سَحْج أنسجة الورم التاجي لنبات الونكا Crown gall tumor tissue of (Vinca rosea) (48) . ومن ثمار الفاصوليا (48) .

ولقد نُقِيتْ صورة سس (cis form) للريبوسيد riboside من مستخلصات الـ RNA الناقل (tRNA) الخاص بالنرة والبسلة والسباغ (33) . كما عزل ميثيل ثيو - زيتين ريبوسيد methylthio-zeatin riboside من wheat germs (14,36) الخاص بجنين القمح والتقايرير الوحيدة والمحددة بوضوح عن وجود مركب الزيتين ريبونيكليوتيد Zeatin ribonucleotide هي تقارير ليذاً Letham (51,52) ، حيث تم عزل هذا المركب من النرة ، كما أعلن ميورا وميلر (79) Muira & Miller عن اكتشاف نشاط ممثل ونموذجي لهذا المركب في نسيج كالوس لسلالات مختلفة من فول الصويا .

وفي عام ١٩٦٦ م أكتشف ماتسوبارا وكوشيميزو Matsubara and Koshimizu وجود نشاط سيتوكينيئي في بذور نبات الترمس الأصفر^(١) (Lupinus luteus) (64) ، وحدد التركيب الكيميائي لهذا السيتوكينين على أنه ٦ - (٤ - هيدروكسي - ٣ - ميثيل - بيوتيل - أمينو) بيورين (6-hydroxy-3-methylbutylamino) 6-

(١) هذا النوع من الترمس يعتبر من أقدم محاصيل علف الحيوان - كما يصلح كميات زينة ويزرع أيضا في الأراضي حديثة الإصلاح لأنه يحسن من خصوبة التربة - ولا تعرف الزراعة المصرية هذا النوع من الترمس .

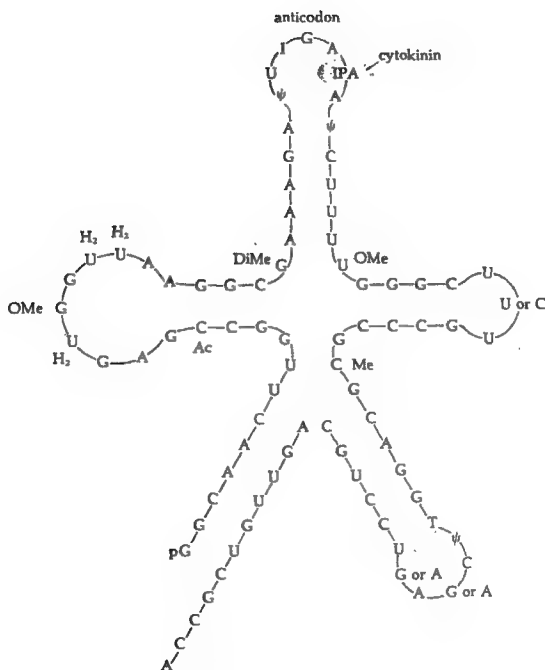
purine وقد أعطى هذا المركب اسماً دارجاً وهو داي هيدروزياتين (47) dihydrozeatin . بعد ذلك عزل كل من كراسنك وويذام وتيجلي (48) Krasnuk, Witham & Tegley داي هيدروزياتين ومركبه النيكليوسيدي من تمار الفاصوليا . ويختلف الداي هيدروزياتين عن الزياتين في أن مجموعة الألكيل alkyl group الخاصة بالمركب الأول تكون غير مشبعة على عكس الزيتين لا تحتوي على رابطة زوجية بين ذرتي الكربون الثانية والثالثة .

وهناك نوع آخر من السيوكينين ذكر وعُرف في المراجع المبكرة على أنه مركب 2 ip أو ٦ - ٧٧ داي ميثيل أليل أمينو بيورين. × (6- ٧٧ dimethylallylamino purine) ويعرف هذا المركب الآن بصفة عامة على أنه أيزوبنتيل أدينين isopentenyl adenine ويكتب مختصراً (i⁶ Ade) . ويختلف عن الزياتين Zeatin في أنه توجد على ذرة الكربون الثالثة مجموعة ميثيل methyl group بدلاً من مجموعة أيدروكسيل الموجود في الزيتين .

وتوجد حالة مهمة على وجه الخصوص بالنسبة لانتشار السيوكينين كقاعدة غريبة odd base في بعض جزيئات معينة من حمض الريبونوكليك الناقل (t-RNA) . وفي الحقيقة فإن اكتشاف (i⁶ Ade) كان بسبب دراسات تسلسل القواعد base sequence الخاصة بحمض الريبونوكليك (RNA) التي أجراها زاخو ودتنج وفيلدمان (132) Zachau, Dutting & Feldmann عندما لاحظوا وجود قاعدة غريبة ملاصقة أو مجاورة للشفرة المضادة (anticodon) الخاصة بـ (tRNA) الخاص بالحمض الأميني السيرين في الخميرة . هذا بالإضافة إلى أن (i⁶ Ade) قد تحقق من وجوده في tRNA الخاص بالخميرة yeast وبكتريا القولون (Escherichia coli) والكبد liver (3,6,101,118) ، وفي بكتريا الكرنيكتريوم (Corynebacterium fascians) (63) وفي مترشحات بكتريا الكرنيكتريوم (Corynebacterium) (38) .

وأصبح من المؤكد الآن نتيجة لمثل هذه الدراسات وجود السيوكينينات كقواعد غريبة للشفرة المضادة anticodon لجميع أنواع tRNA والتي ترتبط بالشفرة codons الخاصة بـ mRNA (RNA الرسول) الذي يكون فيه أول حرف في الشفرة (قاعدة) هو U (لاحظ شكل ٢٠ - ٢) . ونحن لا نعرف أهمية الموضع الدقيق لسيوكينينات معينة في جزيئات tRNA محدد .

أحد هذه الاحتمالات هو وجود السيوكينين في المكان أو الموضع المعين القريب من الشفرة المضادة anticodon لكي يحافظ على ثبات تركيب tRNA وربما يزيد من قوة ربط الحامض الأميني به أثناء عملية الانتقال translocation process (24,27) ، وهكذا فإنه يبدو أن السيوكينينات تشترك في تنظيم تمثيل البروتين خلال عملية الانتقال . عزل



شكل ٢٠ - ٢ : تركيب الحمض النووي (serine tRNA) الخاص بالسيرين يوضح موضع N^6 دلتا
٢ - أيزوبنتيل أدينوزين (IPA) [N^6 - delta - 2 isopentenyl- adenosine] المجاور للشفرة المضادة

From A.W. Galston and P.J. Davies. Control Mechanisms in Plant Development. © 1970. Reprinted by permission of Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.

الباحثون ريبونيكليوسيد ال (i^6Ade) (والذي كان يعرف قديماً بـ "2i PA" إلا أنه الآن يعرف بـ "i⁶A") من مُتَحَللات tRNA الخميرة والبسلة والسباغ وأجنة القمح وكذلك من مُستخلصات tRNA الإنسان والدجاج وكبد العجول (أنظر إلى مراجع 35,37,105) . ويوجد مُشتق آخر من مُشتقات (i^6A_2) هو « ٢ - ميثيل - ثيو - أيزو - بنتيل أدنين » "2- methyl thioisopentenyl adenine" (واختصاره Si^6A) . وقد نُقِيَ هذا المشتق من tRNA أجنة القمح وكذلك من أجزاء tRNA بكتريا القولون (Escherichia coli) (إرجع إلى مرجع 80) . ولم يكشف العلماء حتى الآن الصورة النيوكليوتيدية nucleotide form لهذه المركبات الأخيرة .

السيروكينينات المرتبطة Conjugated Cytokinins

لا يوجد دليل مباشر على ارتباط السيروكينينات كقواعد حرة مع الأحماض الأمينية (كما هو الحال في الأوكسينات) أو مع الببتيدات أو البروتينات ، ولكن يعتقد العلماء بوجود مستقبلات خلوية خاصة للسيروكينين Specific cellular receptors تكون موجودة على الأرجح في أغشية العضيات أو في السيتوبلازم حيث تقوم بوظيفة الحوامل للمهرمونات النباتية phytohormonal carriers ، وعلى أى حال فإن هذه التفاعلات المحتملة لا تُعرف كمعقدات لتخزين السيروكينين .

وتوجد آلية (ميكانيكية) محتملة ومهمة في تخزين أو استبعاد نشاط السيروكينينات ، ألا وهي عملية « الجلوسيلة »^(١) glucosylation أو تكوين مشتقات كربوهيدراتية أخرى . فلقد وجد مثلاً أن الجلوكوز يرتبط مع ذرة الكربون رقم ٧ (ذرة النتروجين) للزيتين مكوناً جلوكوسيل زيتين وسمى رافاناتين raphanatin ، حيث وجد ليذا م Letham ومساعدوه (54) هذه المادة في البداية بوفرة كبيرة في الفجل (Raphanus sativus) .

يوجد جليكوسيد آخر هو « ٩ - جلوكوسيل زيتين » "9- glucosyl zeatin" وفيه يتصل الجلوكوز بموضع ذرة الكربون التاسعة ، وهذه الذرة تشغل بسكر الريبوز ribose في مركبات زيتين ريبوسيد zeatin riboside أو زيتين نيوكليوتيد zeatin nucleotide (الشطر الريبوزي ribosyl moiety) . وفي حالات أخرى تتكون الجليكووسيدات الأقل شيوعاً وذلك بإضافة الجلوكوز إلى مجموعة الأيدروكسيل على السلسلة الجانبية « لبديل N⁶ » "N-6- substituted side chain" .

(١) عملية الجلوسيلة أى عملية ارتباط الجلوكوز بالمركب .

وإذا اخترنا مركبات الجليكوسيدات والريبوسيدات للسيتوكينين بنظام اختياري حيوي مناسب ، فإن كل هذه المركبات قد تظهر بعض النشاط الحيوي مع اختلاف في الفعالية لكل مركب ، ونحن لا نعرف هل المعقد نشط في حد ذاته ؟ أم أن هذه المركبات كصورة تخزينية وأثناء العمليات الأيضية تنتج القواعد الحرة النشطة حيويًا (السيتوكينينات) . ونفس الوضع يكون صحيحاً بالنسبة لمشتقات الميثيل ثيو methyl thio derivatives $-CH_3S-$ على ذرة الكربون الثانية لحلقة البيورين) . وفي هذا الصدد تلزم دراسات أعمق وذلك باستخدام المركبات ذات النشاط الإشعاعي الموسومة لتوضيح دور مركبات السيتوكينين المرتبطة في تنظيم نمو النبات والتحكم فيه .

توزيع السيتوكينينات في النبات Distribution of Cytokinins in the Plant

نحن لا نعرف الكثير من التفاصيل عن التمثيل الحيوي للسيتوكينينات في داخل الكائن الحي *in vivo* ، ولكننا نعرف أن السيتوكينينات تنتج في المناطق المرستيمية وفي المناطق ذات جهد النمو المستمر ، وخلال فترة النمو الخضري من دورة الحياة ، تمثل السيتوكينينات في الجنود خاصة خلال مرحلة البادرة (78, 127) ، ثم تنتقل إلى الأجزاء العلوية من النبات . وعادة يمكن إدراك وجود السيتوكينينات في عصارة الخشب الناضج من الأسطح المقطوعة أو في مستخلصات السوق والجنود ، وتنتقل السيتوكينينات على الأرجح خلال الخشب . ومن الدراسات المبكرة التي اختصت بعزل وتوزيع السيتوكينينات (78) ، نستطيع أن نستنتج أن السيتوكينينات يبدو أنها تكون موجودة بوفرة في الجنود والأوراق الحديثة العمر والثمار النامية . وعلى ضوء ذلك فقد اقترح العلماء أن هذه الأماكن من النبات تعتبر بصفة أساسية مصبات مُجمِعة (بالوعات sinks) ويرجع ذلك إلى التركيزات العالية نسبياً من السيتوكينينات والهرمونات النباتية الأخرى في هذه الأماكن بالمقارنة بأجزاء النبات الأخرى ، وسوف نناقش فيما بعد أن السيتوكينينات على الأرجح تكون مهمة جداً في تأسيس هذه « بالوعات » في الأماكن ذات النشاط الأيضي العالي ، ونحن لا نعرف بالضبط الآن ما إذا كانت السيتوكينينات تنتقل إلى أماكن « بالوعات » هذه أم أنها تبنى في أماكن هذه « بالوعات » نفسها .

التمثيل الحيوي Biosynthesis

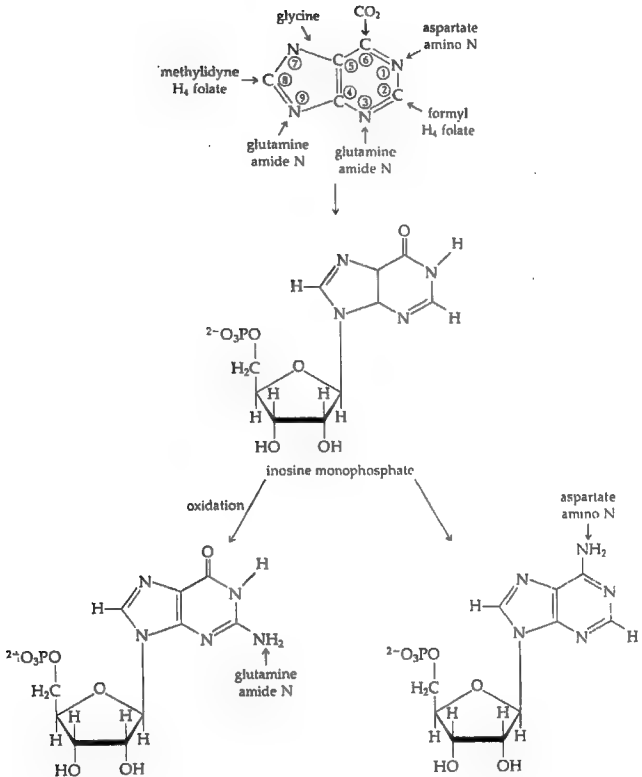
ترجع أغلب معلوماتنا المحددة الواضحة عن تمثيل السيتوكينين إلى المعلومات الخاصة بتكوين الأدينين adenine ويشق هيكل الحلقة الخاصة بالأدينين (أنظر شكل ٢٠ - ٣)

من جزيئات عديدة صغيرة ، ويأتى النتروجين الذى على ذرة الكربون الأولى من النتروجين الأمينى (amino- N) الخاص بالأسبرتيت Aspartate وتأتى ذرة الكربون الثانية من فورميل يدعى - فولات formyl H₄ folate ، ويأتى النتروجين الذى على ذرة الكربون الثالثة من نتروجين أميد الجلوتامين glutamin amide N ، أما ذرات الكربون الرابعة والخامسة والنتروجين الذى على ذرة الكربون السابعة فيتكونون من جزيء الجليسين glycine بالكامل . أما ذرة الكربون السادسة فتشتق من CO₂ ، وتأتى ذرة الكربون الثامنة من ميثيل إدين يدعى -فولات methyldidyne H₄ folate ، أما ذرة النتروجين على ذرة الكربون التاسعة فتأتى من نتروجين أميد الجلوتامين glutamine amide N . وتشتق مجموعة الأمين amino group التى على ذرة الكربون السادسة من نتروجين الحمض الأمينى الأسبرتيت amino N aspartate .

فى الكائنات الحية in vivo يحدث بناء حلقة البيورين على فسفات سكر الريبوز ribose phosphate . وتُحدِثنا كتب الكيمياء الحيوية بتفاصيل هذا التجمع بين البيورين وفسفات الريبوز . وفى ضوء تسلسل البناء الحيوى الذى ينتهى بتكوين أدنينوزين أحادى الفسفات كنتاج نهائى ، فإنه من المرجح أن قاعدة الأدنين الحرة أو حتى الأدنين سيتوكينين المستبدل يشتقان من مركب أدنينوزين أحادى الفسفات أو ريبوسيد riboside سداسى الاستبدال . وتركيب حلقة السيتوكينين فى tRNA تتكون على الأرجح حسب سلسلة التفاعلات الموضحة فى (شكل ٢٠ - ٣) يتبعها إضافة بالمركب الاستبدالى ذى خمس ذرات كربون من مركب أيزو - بنتينيل بيروفسفات isopentenyl pyrophosphate . والسيتوكينينات (الزيتين Zeatin ودأى هيدروزيٲين dihydrozeatin) فإنها على الأرجح تنشأ من محور السلسلة الجانبية side chain ، كذلك فإن مجاميع الميثيل والكبريتات methyl & sulfur groups والموجودة فى ميثيل - ثيو - سيتوكينينات methylthiocytokinins يبدو أنها تضاف إما إلى جزيئات السيتوكينينات الموجودة فى tRNA أو تضاف إلى مركب أدنينوزين أحادى الفسفات أو أدنينوزين الريبوسيد (riboside) وهناك افتراضات أيضا حول ما إذا كانت السيتوكينينات تتحرر من الأحماض النووية أم تتمثل مستقلة عنها .

الاختبارات الحيوية للسيتوكينينات Cytokinin Bioassays

بالرغم من أن المجرين (experimenters) الأوائل قد استخدموا عديد من نظم



شكل ٢٠ - ٣ : مصادر ذرات البورين . تتجمع وتلتحم الحلقات على بقايا الريبوز - ٥ فسفات
 5- phosphoribosylpyrophosphate المتحصل عليها من ٥ - فسفوريبوزيل بيروفسفات
 الذي لا يرى في الشكل .

الاختبارات الحيوية للكشف عن السيروتوكينينات (أنظر جدول ٢٠ - ٢) ، إلا أن أعظم هذه النظم حساسية وتخصصاً هي الاختبارات الحيوية الخاصة بمزارع أنسجة الكالوس النباتية plant callus tissue cultures . ولقد ذكرنا سابقاً الأهمية التاريخية لاختبار نخاع ساق الدخان . أما مزارع كالوس فلققات فول الصويا المفصولة التي كشف عنها ميلر Miller قد استخدمت منذ أوائل الستينات من هذا القرن (71, 72) . كذلك كشف ليذام Letham عن اختبار تضخم enlargement فلقة الفجل المفصولة excised radish cotyledon والتي استعملت بالطرق الحيوية الأخرى لدراسة فعل وعمل السيروتوكينين .

Source: From D.S. Letham. 1967. Chemistry and physiology of kinetin-like compounds. Ann. Rev. Plant Physiol. 18:349. © 1967 by Annual Review Inc.

جدول ٢٠ - ٢ : الاختبارات الحيوية للسيروتوكينينات

المواد الأخرى عوازل الكينين والندسة في هذا الاختبار	المادة الأخرى عوازل الكينين والندسة في هذا الاختبار	الخطية بين التركيز والاستجابة للطريقة	التركيز يمكن الكشف عنه من الكينين م الوقت اللازم للاختبار	الرجح	الاختبار الحيوي
adenine	10-1,000	10	0.8	58	Radish leaf disk
gibberellins, cobaltous ions	unknown	200	2	88, 92	Etiolated bean leaf disk
adenosine, cobaltous ions	60-600	60	2	43	<i>Lemma minor</i> (growth in darkness)
gibberellins, thiourea urea, certain urea derivatives	unknown	unknown but <1,000	2	89, 133	Lettuce seed germination
sucrose, benzimidazole	10-10,000	10	1	136	Etiolated pea stem section
benzimidazole, sugars, adenine,* adenosine,* guanosine*	100-10,000	100	2	105	<i>Xanthium</i> leaf senescence
inorganic salts (high conc. only)	3-3,000	3	2	52, 53	Barley leaf senescence
gibberellic acid*	1-15	1	35	75, 102, 148, 119	Tobacco stem pith callus
none†	unknown	40	21	13	Tobacco stem pith
none†	4-10,000	1-4	21	92	Soybean callus
gibberellins‡	1-100	1	21	16, 68, 71	Carrot root tissue

نشاط هذه المواد ضئيل مقارنة بنشاط السيروتوكينينات .

نشاط الجبريلينات في هذا الاختبار يظهر أنه لم يحدد بعد .

يلو أن حض الجبريليك لا يشجع النمو في هذا الاختبار ، إلا أن جبريلينات أخرى معينة تسبب زيادة قليلة جدا في النمو .

وبفحص قائمة نظم الاختبارات الحيوية نستطيع أن نستنتج الاستجابات الواسعة ومدى الطيف الواسع التي تعزى للستوكينينات . فنجد أن الستوكينينات تؤثر على إنبات بذور الخس ، ونمو الجذر وانقسام الخلية والتضخم والتكشف الخلوي ، وتطور وإتمام البراعم الجانبية وتكوين السوق وإنساض واتساع الأوراق Leaf expansion ، والاستبقاء والاحتفاظ بالكورفيل في الأوراق المفصولة (أى تأخير الشيخوخة) وتكوين أماكن الجذب للنواتج الأيضية (البالوعات sinks) . وهناك أيضاً توجد التأثيرات الكيميوحيوية العديدة للستوكينينات في النباتات ، بعضها ذكر في هذا الكتاب والبعض الآخر مذكور في القراءات المقترحة .

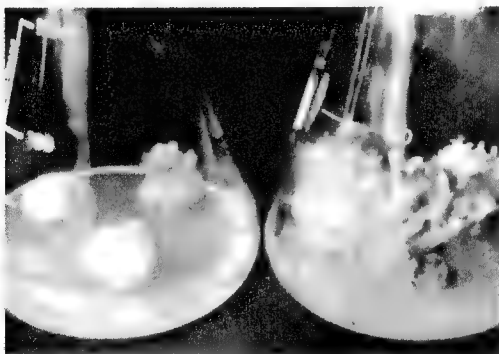
التأثيرات الفسيولوجية Physiological Effects

بعد اكتشاف الكينتين kinetin بمدة وجيزة نشرت عدة أبحاث تصف تأثيره على النظم المختلفة لنمو النبات ، وأغلب هذه الأبحاث تتعلق بتأثير الكينتين المشجع لإنقسام وتضخم الخلايا cell division and enlargements . وعلى أى حال فإن الستوكينينات تنظم عديد من الاستجابات التي ربما تنتج أو لا تنتج من التأثير المباشر للستوكينينات .

انقسام الخلية Cell Division :

لاحظ جابلونسكى وسكوج (42) Jablonski & Skoog تنبيه الانقسام الخلوي في مزارع كالوس نخاع ساق الدخان ، ولاحظوا أنه بالإضافة إلى الكينتين لابد من إضافة الأوكسين (إندول حمض الخليك) في بيعة النمو وذلك حتى يستمر نمو وبقاء نسيج النخاع حياً في المزرعة . وعلى الرغم من أن كلاً من منظمي النمو يعطيان تأثيراً ضعيفاً عند استعمال كل منهما على حدة ، لكن أثر كل منظم إذا استعمل على حده لا يدوم ولا يبقى . ويبدو على الأرجح أن التأثير المنشط والمُشاهد عند بدأ استعمال كل من إندول حمض الخليك أو الكينتين بمفرده ربما يرجع إلى وجود كميات فعلية من هذه المركبات المنتجة داخلياً ألا وهي مشابهات الكينتين kinetin-like substances وإندول حمض الخليك . وعندما يوجد كل من المركبين معاً وبالتركيزات الملائمة (مثلاً للكينتين ٥،٥ مجم/ لتر وللأندول ٥ مجم/ لتر) مع توفر الفيتامينات المناسبة والمعادن فإن الخلايا تنقسم وتضخم وتعطي كتلة مفككة غير متكشفة من الخلايا وفي الغالب ثلاثية التضاعف triploid . هذه الكتلة من الخلايا غير المتكشفة يشار إليها بنسيج الكالوس Callus tissue . وظاهرة تنبيه انقسام الخلايا وبالتالي نمو الكالوس في وجود الأوكسين

يظهر أنها صفة عامة مميزة لجميع السيروكينيةات . (شكل ٢٠ - ٤) يوضح تشجيع انقسام الخلايا بالكيتين وإندول حمض الخليك . وإذا تغيرت النسبة بين كل من الكيتين وإندول حمض الخليك بحيث تكون في صالح الكيتين وهذا يتأق سواء بإضافة كمية أكبر من الكيتين أو باستعمال كمية أقل من إندول حمض الخليك ، فربما يحفز ذلك تكشف الكالوس ليعطى نباتات plantlets ذات سيقان وأوراق .



شكل ٢٠ - ٤ : مزرعة أنسجة كالوس الدخان (*Nicotiana tabacum*) . بالتحكم في تبديل النسبة بين السيروكينية إلى الأوكسين فإن نسيج نخاع ساق الدخان يمكن أن تظل وتنقسم في المزرعة ككالوس غير متكشف الخلايا (على اليسار) ، أو تحفز إلى الكشف لتنتج براعم تتحول إلى نبات (على اليمين) .

From work of F. Skoog and C.O. Miller. Photo by F.H. Witham.

ولكى يحدث الانقسام الخلوى ، فإن سلسلة منظمة من الأحداث لا بد أن تحدث (ألا وهى تخليق الـ DNA ، وإنقسام النواه mitosis وانقسام السيروبلازم cytokinesis) . وهنا يبرز سؤال ، هل أندول حمض الخليك أو السيروكينية كل بمفرده له تأثير محدد على أى خطوة فى هذا التسلسل ؟ تبدوا الإجابة على هذا السؤال - نعم . وجد داس وباتيو وسكوج (20) Das, Patau & Skoog أن كلا من الكيتين ، والـ IAA

إذا استعمل كل بمفرده يشجع تخليق الـ DNA في مزرعة نخاع الدخان ، حيث وجدوا أيضاً أن كلاً من منظمي النمو لازمان لعملية انقسام النواه mitosis بالرغم من أن الـ IAA يسود في هذه الخطوة . بالإضافة لذلك فقد اقترحوا أنه عندما يوجد أى من إنذول حمض الخليك أو الكيتينين بتركيزات عالية فإن الآخر يشكل عاملاً محدداً على الأقل لإحدى الخطوات الثلاثة في التسلسل اللازم لإتمام انقسام الخلية . ودعمت الدراسات التالية مثل هذا الاتجاه من التفسير ، واستنتجت الخلاصة القائلة بأن السيتوكينينات تعمل كمحرك خاص specific trigger لعملية انقسام السيتوبلازم cytokinesis . وهنا تبرز مرة ثانية كما ناقشناها فيما سبق العلاقة بين الجبريلينات وأنذول حمض الخليك عن أهمية التوازن بين هرمونات النمو في النبات ، وذلك لتنظيم نمو وإمائية النبات .

كيف يسبب السيتوكينين انقسام الخلية ؟ سؤال ما زال دون إجابة ، ويبدو أن شطر الأدينين adenine moiety لجزء السيتوكينين يظهر أنه يكون أساسياً في هذه العملية ، إلا أنه يمكن استعمال استبدالات مختلفة للسلسلة الجانبية .

تضخم الخلايا والأعضاء Cells and Organs Enlargement

تنبه وتسبب السيتوكينينات أيضاً تضخم الخلايا ، وهذا التأثير يقترن أيضاً بـ IAA وبالجبريلينات . فمعاملة الأفراس الورقية المفصولة من أوراق الفاصوليا (phaseolus vulgaris) الشاحبة ظلامياً eteolated بالكيتينين تسبب تضخم الخلايا (70, 95) ، وهذا التأثير للكيتينين يحدث في غياب الـ IAA . لاحظ المحجرين أيضاً تضخم وكبر الخلايا بعد المعاملة بالكيتينين في مزارع أنسجة نخاع الدخان (29) وفي جذور الدخان (4) وفي نسيج الخرشوف artichoke المفصول (1) . وقد لوحظ أيضاً تضخم الخلايا بعد المعاملة بالسيتوكينينات الأخرى خلافاً للكيتينين (53) ، وحيث أن استحثاث السيتوكينين لتضخم الخلايا قد ظهر بوضوح إلا أنه لا يعتبر العامل الوحيد المسبب في انقسام الخلية .

ومن الحقائق الغريبة هي أن السيتوكينينات تشجع التضخم في نسيج الدخان واستطالة الأجزاء العليا لبادرات الفاصوليا النامية في الظلام ، إلا أنه يشط عملية استطالة قطاعات السيقان المختلفة ، ويبدو أن مثل هذه التأثيرات المتناقضة ما هي إلا بسبب الظروف الفسيولوجية المختلفة للمادة النباتية أكثر منها بسبب النشاط الجزيئي molecular activities المختلف للمادة الفعالة .

من الظواهر ذات الأهمية الخاصة للسيوكيتين هي تضخم وكبر الفلقات المفصولة في كل من : الفجل radish (54) ، والقرع العسلى (اليقطين pumpkin (5) ، والشبيط (23) Cocklebur ، والكتان flax (109) ، والحلبة fenugreek (100) . ويوضح (شكل ٢٠ - ٥) استحثاث تضخم فلقات الفجل نتيجة للمعاملة بالكينتين وقد دُلِّلَ ليذام Letham (49) أن استحثاث الكينتين للإنسائط وتمدد فلقات الفجل المنزوعة يرجع إلى أثره في كبر الخلايا وتمدها وليس إلى أثره في انقسام الخلايا . وتضخم وكبر الخلايا يرجع على الأقل جزئياً إلى تنشيط امتصاص الماء في هذه الخلايا ، وامتصاص الماء يحون كاستجابة لتكوين وإنتاج السكريات المختزلة في الخلايا الفلقية (40 ، 7) . وفي وجود السيوكيتين فإن بناء السكريات المختزلة يبدو أنه يكون نتيجة للتحويل في الليبيدات conversion of lipids . وبالرغم من أن السيوكيتين يبدو أنه لا يؤثر على إنزيمات تحويل الليبيدات ، إلا أن الكينتين يزيد من نشاط إنزيم الإنفرتيز invertase activity في



شكل ٢٠ - ٥ : استحثاث الكينتين لتضخم فلقات الفجل radish (*Raphanus sativus*) . تُحضن الفلقات على ورق ترشيح مبلل بمحلول منظم يحتوي على ٢ مل مول (mM) فوسفات بوتاسيوم (على التين) لمدة ٧٢ ساعة عند درجة ٢٦ م° وشدة إضاءة مقدارها ٤٥٠ لوكس .

الفلقات ، وبناءاً على ذلك فقد اقترح أن السكروز الذى يبنى في البداية من تحول الليبيدات يتحلل بسرعة إلى السكريات النشطة أسموزيا وهى الجلوكوز والفركتوز . ولقد وجد روس وزملاؤه Ross & his colleagues أن الزيتين zeatin يشجع حدوث تغيرات في الجدار الخلوى بميكانيكية غير معروفة ، ويكون نتيجتها حدوث تحورات في الجدار الخلوى وزيادة في مرونته ولئوته . ومن ثم فإن السيوكينينات تنبه وتشجع تضخم واتساع الفلقات عن طريق تأثيرها وفعلها على الأقل على عمليتين فسيولوجيتين ، وكذلك أثرها على نشأة وتدعيم العمليات الكيميوحيوية الأخرى .

وتوجد نقطة أخرى مهمة ، والتي تحدث لفلقات نباتات أخرى من ذوات الفلقتين التى تعتمد على هضم المواد الدهنية المخزنة فقد وجد في فلقات الفجل أن الضوء يحثها على التضخم والانبساط ، وتأثير الضوء يكون نتيجة وساطة الفيتوكروم ، إلا أن الاستجابة النهائية الناتجة للمركبات الكيميائية تكون على الأرجح هى السيوكينينات (40) . إلا أننا لا نعرف بالضبط العلاقة بين هذه الهرمونات النباتية ونظام الفيتوكروم phytochrome system . كيف يُنشطُ نظام الفيتوكروم phytochrome^(١) بالضوء والتي تُحفز نشاط الهرمونات النباتية - ما زالت تلك الألغاز تشكل تحدياً للعلماء .

إنبات بذور الخس Lettuce Seed Germination

يشجع الضوء الأحمر (red light) إنبات بذور الخس (Lactuca sativa) c.v. Grand Rapids ويثبط هذا الإنبات بالأشعة تحت الحمراء infrared (أى الضوء الأحمر البعيد far red light) . إذا نعت بذور الخس في محلول الكينتين أو أحد السيوكينينات الأخرى ثم أنبتت في الظلام فإن إنبات هذه البذور المعاملة يكون أعلى بدرجة معنوية عن إنبات بذور المقارنة (الكنترول) النامية في الظلام ، وكانت نسبة إنبات بذور الخس المعاملة بالكينتين ماثلة لنسبة إنبات البذور التى عوملت بالضوء الأحمر . فضلاً عن ذلك فإن التثبيط الناتج عن معاملة البذور بالضوء الأحمر البعيد يمكن التغلب عليه وعكس أثره ولو جزئياً وذلك بنقع هذه البذور في محلول السيوكينين لمدة ١٢ إلى ١٨ ساعة قبل المعاملة بهذا الضوء . ويوضح (جدول ٢٠ - ٣ و ٢٠ - ٤) هذه النتائج وكذلك تلك النتائج الخاصة بأقراص أوراق الفاصوليا .

(١) سوف يشرح نظام الفيتوكروم هذا في الفصل الواحد والعشرون .

جدول ٢٠ - ٣ : تأثير الكينتين والإشعاع الأحمر - والأحمر البعيد على إنبات بذور الخس صنف جراند رابيدس Grand Rapids خلال فترة مقدارها ٧٢ ساعة .

Source: From C.O. Miller, 1956. Plant Physiol. 31: 318.

تركيز الكينتين (مول)	معاملة الضوء*	الإنبات	
		تجربة (١)	تجربة (٢)
0	بدون معاملة none	8	7
5×10^{-5}	بدون معاملة none	84	86
0	٨ دقائق أحمر	96	96
0	٥ دقائق أحمر ثم أعطيا ٨ دقائق أحمر بعيد	5	7
5×10^{-5}	٨ دقائق أحمر بعيد	86	83

* أعطيت للمعاملات الضوئية بعد ١٦ ساعة من بداية التجربة .
+ سجلت النسبة المئوية للمدة الكلي الظريفي (من ٩٥ إلى ١٠٥ بذرة لكل معاملة)

جدول ٢٠ - ٤ : تأثير الكينتين والإشعاع الأحمر - والأحمر البعيد على نمو أفراس أوراق الفاصوليا خلال فترة نمو مقدارها ٤٨ ساعة .

Source: From C.O. Miller, 1956. Plant Physiol. 31:318.

تركيز الكينتين (مول)	معاملة الضوء*	الزيادة في القطر م.م	
0	بدون معاملة none	1.05 ± 0.04	+
5×10^{-5}	بدون معاملة none	2.48 ± 0.03	
0	٥ دقائق أحمر	2.58 ± 0.08	
0	٥ دقائق أحمر بعيد	1.01 ± 0.06	
0	٥ دقائق أحمر ثم ٥ دقائق أحمر بعيد	1.17 ± 0.07	
5×10^{-5}	٥ دقائق أحمر بعيد	2.49 ± 0.08	

* أعطيت للمعاملات الضوئية عند بداية التجربة .
+ الخطأ القياسي : عشرة أفراس لكل معاملة .

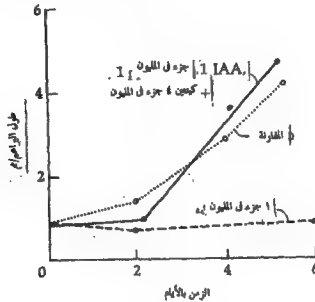
إنشائية ونمو الجذر Root Initiation and Growth

بالرغم من القلة النسبية للتجارب التي أجريت عن تأثير السيبتوكينين على المجموع الجذري ، إلا أن السيبتوكينينات يبدو أن لها المقدرة على كل من التأثير المشجع والمثبط في إنشائية الجذور وإغاثتها . فقد وجد أن الكينتين في وجود « متحللات الكازين » «casein hydrolysate» والـ IAA يشجع إنشائية وإغاثية الجذور في مزارع كالوس ساق الدخان (106) . كما وجد فريز Fries (26) زيادة في الوزن الجاف وزيادة في استطالة جذور بادرات الترمس (lupin) التي تحفز بالكينتين . وقد وجد أيضاً أن جميع تركيزات الكينتين تزيد الوزن الجاف للمجموع الجذري بالرغم من أن استطالة الجذر تثبط بالتركيز المرتفع .

في قطع جذر البسلة المفصولة excised pea root segments فإن التركيزات المنخفضة من الكينتين ($10^{-5} \times 10^{-6}$ مول) ظهر أن لها تأثير مشجع محدود على إغاثية الجذور الجانبية ، إلا أنه تحت ظروف التركيزات المرتفعة فإن الكينتين يعتبر مثبطاً في هذا الشأن (114) . وتوجد بعض الملاحظات التي تدل على أن الفعل المتبادل بين السيبتوكينينات والأوكسين ربما يؤثر في مكان نشأة الجذور الجانبية . على سبيل المثال أوضح بونيه وتوري Bonnett (9) and Torrey أنه بإضافة تركيزات مختلفة من الأوكسين والسيبتوكينين إلى نهايات قطع الجذور المفصولة لنبات العليق العادى (common bindweed (Convolvulus) أمكن تغيير وتعديل مكان تكوين الجذور الجانبية .

إغاثية البراعم ونمو الأغصان Buds Development and Shoots Growth

يدل العمل الأصلي في تجارب مزارع كالوس الدخان أهمية دور السيبتوكينينات الأساسى في التحكم في نشأة الأغصان والسيادة القمية . ولقد ناقشنا من قبل السيادة القمية apical dominance ألا وهي تثبيط نمو البراعم الجانبية بالأوكسين المنبعث من البرعم الطرفى ، والخصائص المتحركة في هذه الظاهرة لم تفهم بالضبط ومن الممكن أن تتضمن عوامل أخرى خلاف الـ IAA والتي تتداخل معه في العمل . كما إرتقاويكسون وثمان (125) Wickson and Thimann في دراستهما عن الفعل المتبادل المشترك للـ IAA والكينتين kinetin على ظاهرة السيادة القمية ، أن نمو البراعم الجانبية في قطع سيقان البسلة قد تثبط عند وضع هذه القطع في محلول مزرعة يحتوى على الـ IAA كما هو متوقع . وبالطبع فإن نمو هذه البراعم الجانبية على القطع الساقية لم يثبط في حالة محلول المزرعة المائى المغذى الغير محتوى على الأوكسين ، إلا أن إضافة الكينتين مع الـ IAA يحفز وينبه نمو هذه البراعم (أنظر شكل ٢٠ - ٦) .



شكل ٢٠ - ٦ : تأثير الفعل المتبادل « للكينتين - IAA » على نمو البراعم في القطع الساقية لنبات البسلة (*Pisum sativum*). يزيل الأثر المتبادل لـ IAA باستخدام الكينتين . التركيزات المستخدمة : ١ جزء في المليون IAA و ٤ جزء في المليون كينتين .

From M. Wickson and K.V. Thimann, 1958. *Physiol. Plant.* 11: 62.

وقد لاحظ ويكسون وثمان Wickson and Thimann أن تأثير الكينتين على السيادة القمية يمكن ملاحظته أيضاً على الأغصان الكاملة *entire shoots* ، أى في وجود البرعم الطرفي . فقد وجد أيضاً - كما هو الحال في الدراسات الكلاسيكية للسيادة القمية - أن إزالة البرعم الطرفي يهبط نمو البراعم الجانبية أما إذا أعيد البرعم الطرفي مرة أخرى إلى مكانه فإن البراعم الجانبية تثبط بالكامل ، ولكن إذا نزع المجموع الخضرى الكامل في محلول الكينتين فإن تثبيط البراعم الجانبية الناشئ عن فعل البرعم الطرفي يزول إلى حد كبير (أنظر شكل ٢٠ - ٧) .

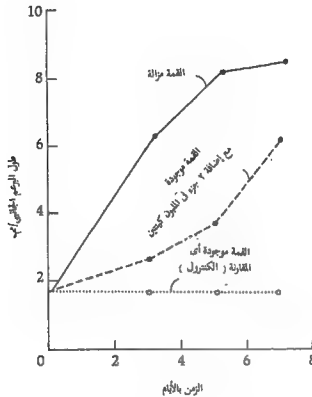
أوضحت أبحاث أخرى عديدة التأثير المنبه للسيروتكينات في استحثاث نمو البراعم الجانبية (113, 84) . وعلى سبيل المثال لاحظ تورى (113) Torrey أن الكينتين يُنشئ *initiated* المنشعقات البرعمية الأولية *bud primordia* (") في قطع جذور نبات العليق *(convolvulus arvensis)* bindweed ("). وكان هذا التأثير السابق أكثر وضوحاً وتميزاً إذا

(١) المنشآت البرعمية الأولية على جذور أى نبات تعبر منشآت برعمية « عرضية » لأن الجذور في العادة لا تحمل براعم وكذلك الأوراق .

(٢) (*Convolvulus*) كلمة لاتينية تعنى المتلف أو الالتفاف *entwine* أما كلمة *arvensis* وهى اسم النوع فهى كلمة لاتينية تعنى الخخص بالزراعة الحقلية وقد تعبر هذه الكلمات جزئياً عن تلك الحشيشة الخطرة التى يصعب مقاومتها نظراً لتكون براعم عرضية على جذور النبات بعد إزالة المجموع الخضرى الهوائى كما أن هناك تكاثر جذرى آخر . أما الكلمة الإنجليزية *bindweed* فهى تعنى الحشيشة المتلفة ، واسمها الدارج في مصر القليل .

ما أُثْمِثَ تلك القطع الجذرية في الظلام .

في إحدى التجارب ، نُقِعَت بادرات الفاصوليا التي يبلغ عمرها خمسة أيام في محلول من الكينتين ، ثم أُثْمِثَ بعد ذلك لمدة ٤٦ ساعة وكانت النتائج هي : زيادة الوزن الرطب للسويقات الجينية العليا - *epicotyls* - وزيادة إتساع إنسباط الأوراق - وزيادة إستطالة الساق وأعناق الأوراق (petiols) . بالإضافة إلى ذلك فإن الزيتين *zeatin* يشجع نمو الأغصان الثانوية في بادرات البسلة (127) ، كما يعتقد أنه المادة الكيميائية (الزيتين) المسؤولة عن الكثافة المُفْرِطَة في التفريع الثانوي (excessive secondary shoot development) *Fasciation* وهو المظهر المتسبب عن الإصابة وتحفزه بكتريا الكورنوبكتريوم (46) *(Corynebacterium)* .



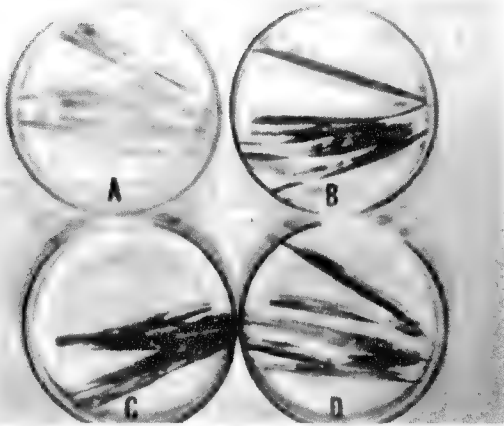
شكل ٢٠ - ٧ : تأثير الكينتين على السيادة القمية لنبات البسلة (*Pisum sativum*) . استعمال ٢ جزء في المليون كينتين يُعطل جزئياً التأثير المثبط للبرعم الطرفي على نمو البراعم الجانبية

From M. Wickson and K.V. Thimann. 1958. *Physiol Plant.* 11: 62

يبدو أن السيادة القمية تُحكم بالتوازن والإتزان بين التركيزات الداخلية لكل من السيوتوكينين والـ IAA (125) ، فقد اقترح بعض الباحثين أن السيوتوكينين له تأثير مثبط مباشر على إنتاج إنزيم أوكسيداز أندول حمض الخليك (IAA oxidase) . وإضافة السيوتوكينين إلى البراعم الجانبية من المحتمل أن يثبط تخليق صور متعددة معينة لإنزيم أوكسيداز الـ IAA والتي تنتج طبيعياً عند إنتقال الـ IAA من البرعم الطرفي terminal bud ، ويكبح (repression) نشاط أوكسيداز الـ IAA ، فإن الأوكسين المنتشر ربما ينيه نمو البراعم الجانبية وإغاثية الأغصان . وبالإضافة إلى إمكانية تثبيط تحلل الأوكسين السابق الإشارة إليها فإن السيوتوكينينات يمكن أن تُنشئ ميكانيكية جذب « بالوعات » "sinks" في البراعم الجانبية والتي تحفز سرعة إنتقال المغذيات إليها والتي تتضمن منظمات نمو أخرى والفيتامينات والعناصر المعدنية الغذائية اللازمة لنشأة البراعم ونمو الأغصان . والعلاقة الفعلية للتأثيرات المباشرة للسيوتوكينينات على تخليق أوكسيداز الـ IAA أو تأسيس « البالوعات » تشكل إفتراضات جيدة لإجراء المزيد من التجارب على النباتات الكاملة في المستقبل .

الإستبقاء الحفاظي على الكلورفيل وتأخير الشيخوخة في الأوراق Retention of Chlorophyll and Delayed Senescence in Leaves

إذا فصلت الأوراق الناضجة المكتملة وظيفياً mature functional leaves عن النبات فيحدث تحلل سريع للبروتين في الأنصال (blades) ويصاحب هذا التحلل هجرة كل من المكونات النروجينية اللابروتينية nonprotein nitrogen - ومكونات الليبيدات - ومكونات الأحماض النووية ، وذلك من خلال الأغشية المختلفة إلى الأعناق petioles ، ويعقب ذلك بسرعة تحلل الكلورفيل مع الإسراع في إختفائه . وكان شينل (18) Chibnall هو أول من أثبت عام ١٩٥٤ م أن تكوين الجنور على الأوراق المفصولة نتيجة للمعاملة بالـ IAA قد أعاق بداية أعراض الشيخوخة في هذه الأوراق ، وظلت هذه الأوراق بما تحمله من مُنشئات الجنور الأولية النامية في حالة صحية جيدة لعدة أسابيع . واقترح شينل Chibnall أن الجنور أو الأعناق الخاصة بالأوراق المفصولة تنتج هرمونا ينتقل إلى النصل lamina حيث يعمل على إعاقة الشيخوخة . ودلت ملاحظات رتشموند ولانج (99) Richmond and Lang وآخرون (91) أن معاملة الأوراق المفصولة بالسيوتوكينين يطيل فترة حياتها عن طريق تأخير تحلل البروتين وفقد الكلوروفيل ، ومن ثم فإن إختفاء الكلوروفيل (فقد اللون الأخضر) يستخدم كدليل جيد لدراسة أثر المركبات على الشيخوخة (أنظر شكل ٢٠ - ٨) .



شكل ٢٠ - ٨ : تأثير الكيتين والزيين على الاستبقاء الحفاظي للكلوروفيل في أوراق القمح المفصولة .
الأوراق طافية على : (أ) ماء مزدوج القطر - (ب) محلول كيتين • ملليجرام/لتر - (ج) - محلول زيتين •
ملليجرام/لتر (د) محلول زيتين • ، ملليجرام/لتر

Photo by F.H. Witham.

وخلال الدراسات المبكرة لخواص السيتوكينينات الحافظة للكلوروفيل ، لاحظ الباحثون أن حفظ البروتين والكلوروفيل ليست صفة خاصة ومحددة بالسيتوكينينات فقط ، فقد لاحظ بيرسون وسامبورسكي وفورسيث (93) Person, Samborski & Forsyth أن مركب بنزيميدازول benzimidazole يؤخر شيخوخة أوراق القمح المفصولة . كما لاحظ باحثون آخرون أن الأوكسينات بما فيها الـ IAA (90, 92) وأحماض فينوكس حمض الخليك الكلورونية Chlorinated phenoxyacetic acids والجبريلينات لها نفس التأثير على الأوراق المفصولة من النباتات المختلفة . وتستخدم طريقة حفظ الكلوروفيل في الأوراق المفصولة للكشف عن السيتوكينينات والجبريلينات في نظم الاختبارات الحيوية المتعددة .

أما فيما يختص بالحفاظ الاستبقائي للكلوروفيل في الأوراق المفصولة فقد اقترح أوسبورن (91) Osborne في أوائل الستينات من القرن الحالى أن هذا الاستبقاء يكون من خلال وساطة وتنشيط نظام « RNA - بروتين ». وقد أعلن سيجورا ويوميمورا وأوتا Sugiura, Umemura & Oata (108) أن الكينيتين يشجع صافي تخليق الـ RNA في الجزئيات الميكروزومية والسيوتوبلازمية microsomal and cytoplasmic fractions لأقراص الدخان الورقية . وأظهرت دراسات أخرى بعد ذلك أثر السيوتوكينينات على تخليق الـ RNA والبروتين ، وما زلنا لا نعرف الميكانيكية بالضبط .

ولقد وجد أن ما يسمى بالجُزر الخضراء green islands الناتجة عن تجمع الكلوروفيل (مساحات خضراء green areas) وهى تتكون من خلايا غنية بالنشء ، تلك الجزر تنتشر تبادلياً مع الأنسجة الورقية المصفرة والمُتأخرة Chlorotic and necrotic وهذه المظاهر (التبرقش) من خصائص الأمراض النباتية التى تسببها فطريات معينة (على وجه الخصوص الأصداء rust) والفيروسات Viruses . وهذه الجزر الخضراء يتم الاستبقاء عليها بفعل السيوتوكينينات التى تخلق إما بالكائن الحى المسبب للمرض (المعتدى invading) أو تخلفها خلايا النبات العائل (host cells) . وهذا المظهر من مظاهر العلاقة بين العائل - والطفيل host-parasite relationship غير واضحة - واستيطان السيوتوكينينات في هذه المساحات تبلى أنها تسبب الاستبقاء على الكلوروفيل من جهة ، ومن جهة أخرى تعمل على إنتاج « بالوعات » تعمل على تراكم المغذيات التى تدعم تكاثر الطفيل .

والإضافة الخارجية للسيوتوكينينات "exogenously applied" تكون فعالة في الحفاظ على الأزهار طازجة وكذلك في الحفاظ على الخضراوات والثمار أثناء فترة ما بعد الحصاد post-harvest . ولم تستعمل السيوتوكينينات كمواد حافظة للمنتجات النباتية على نطاق تجارى في الولايات المتحدة وذلك بسبب القيود التى تفرضها الحكومة بشأن تعريض مواد الطعام إلى الكيماويات المختلفة^(١) .

(١) بالرغم من الأمان الذى قد يبدو الآن من استخدام العديد من الهرمونات النباتية في تنظيم نمو النباتات إلا أن الدول المتقدمة بصفة عامة وجميعها تحظر استخدام هذه الهرمونات على مواد الطعام لما قد يكون لها من آثار جانبية ضارة على الإنسان ، إلا أن هذه الدول تُصدر العديد من المستحضرات التجارية لمثل هذه الهرمونات إلى دول العالم الثالث لاستخدامها على النطاق التجارى وتحيطها الشركات المنتجة بالدعاية الكافية لاستخدامها ، لذلك فيجب على الدول المسوردة هذه الكيماويات سن القوانين وتنظيم تداولها بحيث يقتصر استخدامها على النباتات التى لا تدخل في غذاء الإنسان أو الحيوان كمحاصيل الألياف والأخشاب وزهور الزينة ونباتاتها فقط . كما يجب أن ننوه أيضا أن بعض الدول المتقدمة تسمح بعلاج المنتجات النباتية الغذائية المصدرة منها بهذه الكيماويات وتحرم استهلاكها داخليا .

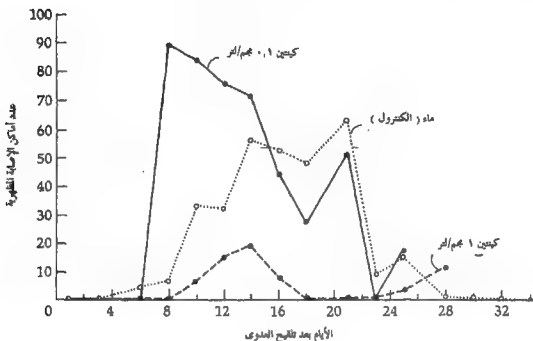
السيتوكينينات والعدوى الفيروسية Cytokinins and Virus Infection

تؤثر السيتوكينينات الصناعية وهى الكينتين ، ٦ بنزيل - أمينوبيورين (PAP-6) على إنتاج الفيروسات فى بعض نظم العوائل (45, 85, 110) . وأول من لاحظ ذلك هما الباحثان كيرالى وزمرماي Király and Szirmai (45) ، حيث لاحظا أن إنتاج وتكاثر فيروس موزايك الدخان (TMV) يُثبط فى أقراص أوراق الدخان (*Nicotiana glutinosa*) إذا حُضنت هذه الأقراص بعد التلقيح بالفيروسات inoculation of the virus أى بعد العدوى الصناعية بالفيروس مباشرة فى محلول من الكينتين تركيزه ٥٠ ملليجرام/لتر . وللوصول إلى أقصى تثبيط للفيروس فيجب معاملة الأوراق الكاملة بالكينتين قبل تحضير الأقراص الورقية منها ويبدو أن ذلك ضرورى للحصول على أقصى تثبيط .

لاحظ الباحثون أيضا وجود عدد أقل وأصغر لمناطق الإصابة الفيروسية المُضارة (Lesions) فى أشرطة الأوراق التى وُضعت تجريبياً على أسطح محاليل من الكينتين قبل أن تُعدى بالتلقيح صناعياً بالفيروس مباشرة ، وذلك بمقارنتها بممثلاتها التى لم تعامل بالكينتين ، وكما هو متوقع فإن ٦ - بنزيل أدنين 6-benzyladenine كان أكثر نشاطاً عن الكينتين فى تثبيط تكاثر الفيروس وعدد أماكن الإصابة المُضارة فى العديد من المواد النباتية التجريبية (2) .

ويبدو أن مستويات السيتوكينينات والتفاعل المتبادل بين العائل والفيروس تعتبر عوامل مهمة للحصول على التأثيرات الثابتة . فمثلا وجد كل من تافنتزس وسميث وويذام Tavantzis, Smith and Witham (110) أن أوراق الدخان الكاملة غير المفصولة عن النبات إذا رشّت يومياً بالكينتين ذى التركيزات المنخفضة نسبياً (٠,١ ملليجرام/لتر) لعدة أيام قبل تلقيح العدوى بفيروس البقع الحلقية (TRSV) ring spot virus لنتج عن ذلك معدلات عالية للإصابة ، بينما تركيزات الكينتين الأعلى من ذلك (١ ملليجرام/لتر ، ١٠ ملليجرام/لتر) تثبط الإصابة (أنظر شكل ٢٠ - ٩) . هذا وقد احتوت مستخلصات أوراق الدخان المصابة بفيروس (TRSV) السابق الإشارة إليه على كمية أقل معنوياً من النشاط السيتوكينينى بالمقارنة بالمستخلصات المتحصل عليها من أوراق النباتات التى لم تُعدى . كما وجد نفس الباحثون أن نَضَح الجنور المفصولة (إفرازات) root exudates الخاصة بنباتات اللوبيا *Cawpea* المصابة بعدوى فيروس (TRSV) محتوية على نشاط سيتوكينينى أقل بالمقارنة بنَضَح الجنور الخاصة بالنباتات الغير مصابة . وتدل هذه النتائج على أهمية السيتوكينينات كتفاعل متبادل فى علاقة الطفيل

بالعائل ، والمعلومات الكثيرة من هذه الوجهة تعطى فرصاً مثيرة في طرق تحكم عدوى الفيروس عن طريق السيروكينيئات في مجال واسع من النباتات .



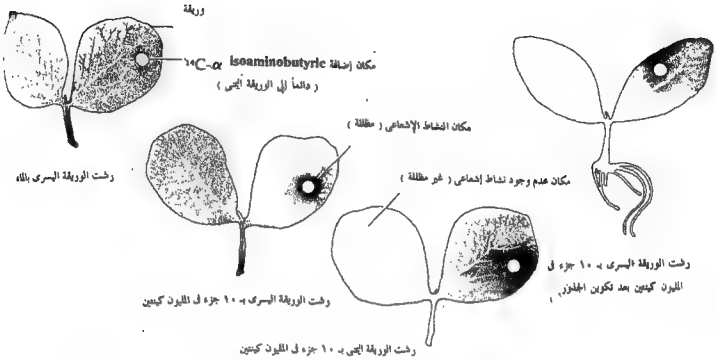
شكل ٢٠ - ٩ : الاختبار الحوى لأماكن الإصابة المظهرية Local lesion bioassay عُبر عن درجة نشاط عدوى الفيروس بقدر مواطن الإصابة لكل نصف ورقة لكل نبات لويبا اختباري تم تلقيحه بمستخلص أوراق دخان كاملة مأخوذ في الأوقات المبينة . رُشت الأوراق بالماء أو بالكيتين (تركيزات ٠,١ ملليجرام/لتر أو ١ ملليجرام/لتر) يومياً ، ابتداءً من قبل العدوى بتسعة أيام واستمرت بعد ذلك .

From S.M Tavantzis, S.H. Smith, and F.H Witham. 1979. *Physiol. Plant Pathol.* 14: 227-233

انتقال المغذيات والمواد العضوية

Translocation of Nutrients and Organic Substances

في أواخر الخمسينات وأوائل الستينات من القرن العشرين أثبت مودس ومساعدوه إنجلبريشت ، وشث (82, 83) Mothes, Englebrecht & Shutte أن الكيتين يسبب انتقال النتروجين الذائب من أوراق الدخان (*Nicotiana rustica*) على نبات الدخان الكامل ، إلى مواضع مساحية لأوراق أخرى على نفس النبات . كما لاحظ هؤلاء الباحثون أيضاً أن الجليسين المميز ذرياً (الموسوم) labeled glycine والمستعمل على ربع النصل الورق السفلى قد انتقل إلى ربع آخر سبق رشه بالكيتين ، ويوضح شكل ٢٠ - ١٠ فعل



شكل ٢٠ - ١٠ : تأثير الكينتين على انتقال ^{14}C - المميز ألفا أمينو أيزوبوتريك ^{14}C -labeled α -aminoisobutyric

Data from work of K.Mothes.

السيوتوكينينات في عملية الانتقال . وفي الواقع فإن حمض ألفا - أمينو أيزوبوتريك - α aminoisobutyric acid والذي لا يدخل في تركيب البروتين قد تراكم أيضاً في الأماكن التي سبق رشها بالكينتين - وتؤدي هذه النتائج إلى اقتراح أن أثر الكينيتين في تراكم النواتج الأيضية metabolite accumulation ليس بالضرورة أن يكون ناتج عن تأثير الكينيتين المباشر على بناء الـ RNA وتخليق البروتين . وبصرف النظر عن ميكانيكية هذه الظاهرة بالضبط فإن الدلائل تدل بقوة على أن السيوتوكينينات تؤثر على تكوين البالوعات sinks أو أماكن جذب لها أفضلية في اجتذاب وتركيز وتراكم المغذيات .

وافترض بعض الباحثين (127) إحتواء الأوراق النشطة فسيولوجيا وكذلك السيقان على مستويات عالية من السيوتوكينينات تنظم سريان وتدفق المغذيات ، بمعنى أن هذه المواد الغذائية تُسحب إلى أماكن معينة (القمم النامية ، والأوراق الحديثة الإنماء المنسطة ... وهكذا) أثناء طور النمو الخضري للنبات . وعند نضج الأوراق ربما تفقد مقدرتها على إنتاج أو تراكم السيوتوكينينات وبذلك تحدث التغيرات المتتالية في بناء كل من RNA والبروتين والكلوروفيل .

ويبدو أن الشيوخوخة وفقد الكلوروفيل ونقص السيوكينينات في الأوراق النامية النمو تتعلق بتطور إنمائية الأوراق المتفتحة الحديثة العمر والتي يبدو أنها تميل إلى تراكم السيوكينينات والمغذيات الضرورية داخلها .

وقد لاحظ ويدام وميلر Witham & Miller (127) زيادة واضحة في السيوكينينات بعد الإخصاب وأثناء التطور الإنمائي لحبوب الذرة . وتصل السيوكينينات إلى أعلى مستواها أثناء طور النضج اللبني للحبوب ويكون هذا المستوى أكبر بكثير من مستوى السيوكينينات في السيقان والأوراق . وإذا كانت السيوكينينات تعمل في الحقيقة على تشجيع تكوين « البالوعات » "sink formation" ، فإنها يجب أن تسبب في الانتقال التفضيلي للمغذيات من المناطق الخضرية للنبات إلى التراكيب التكاثرية النامية الجديدة . ومن الجدير بالذكر هنا أنه لوحظ في العديد من النباتات الحولية أن تلازم الانتقال وتحرك المواد الغذائية تكوينان عمليتين متلازمتين للمواد الغذائية إلى التراكيب التكاثرية ، بينما تعاني الأجزاء الخضرية من فقد في الكلوروفيل والشيوخوخة . وما زلنا يجب أن نعلم الكثير عن التنظيم الهرموني لانتقال كل من المغذيات nutrients والمواد الضوء بنائية photosynthate في النباتات . هذا ويعتبر أثر السيوكينين المسبب في تشجيع انتقال المغذيات ذا أهمية من الوجهة الزراعية .

عمل السيوكينينات Action of Cytokinins

أظهرت تحضيرات حمض tRNA من مصادر نباتية وحيوانية احتوائها على السيوكينينات ، ويكون شطر اليورين purine moiety الخاص بالسيوكينين مكوناً من مكونات سلسلة tRNA ومجاوراً لعكس الشفرة anticodon ، وتؤثر السيوكينينات على الأرجح على عملية بناء البروتين عن طريق إشتراكها في عملية اتصال tRNA مع معقد الريبوزوم - (ribosom - mRNA Complex mRNA) أثناء تمثيل البروتين . والتحكم في ربط الأحماض الأمينية بهذه الطريقة يمكن أن يقدم لنا التفسير لمشاركة السيوكينينات في العديد من التأثيرات الفسيولوجية . والخلاف أو الاعتراض على هذه الفكرة السابقة باعتبارها الميكانيكية الأساسية لعمل أو فعل السيوكينينات هو أن السيوكينينات المضافة خارجياً exogenous لا تدمج كجزئيات كاملة في جزيء tRNA خلال عمليات التمثيل ، وعلى الأقل لم يثبت الباحثون هذا الإدماج تجريبياً .

الفعل المتبادل للسيتوكينينات والأحماض النووية

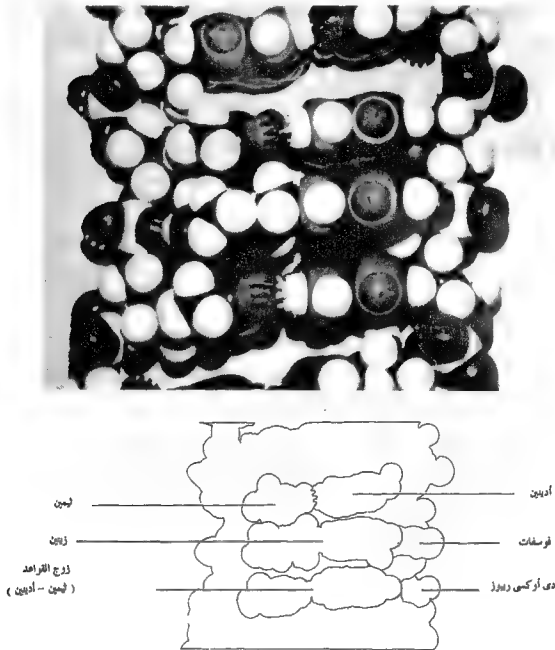
Interaction of Cytokinins/and Nucleic Acids

إقترح بعض العلماء أن الأحماض النووية تعمل كمصدر خلوى للسيتوكينينات الذاتية ، وبجانب وجودها في حمض الـ tRNA ، توجد أماكن أخرى لفعل وعمل السيوكينينات السيتوبلازمية Cytoplasmic Cytokinins أو السيوكينينات الخارجية الإمداد exogenously supplied cytokinins . وعلى ضوء إنتاج الكينيتين من تحلل دى او كسى أدينوزين deoxyadenosine ، فإن الفكرة السابقة استحقت الجدارة على الرغم أن إنتاج الكينيتين مباشرة من الأحماض النووية من الصعب تصور حلوله بسبب عدم التوافق في الكيمياء الفراغية للسيتوكينينات المشتقة مباشرة من الأحماض النووية (صورة سس Cis form) والمشتقات السيوكينية الحرة (صورة ترانس trans form) . وفي هذا الشأن فلا بد لنا أن نحصل على تفاصيل ومعلومات كثيرة عن مستويات الصور المختلفة الموجودة في الحياة (in vivo الكائن أو الخلية الحية) .

توجد عوامل كبرى عديدة تدل على أن السيوكينينات تتفاعل مباشرة مع الأحماض النووية وهذه العوامل هي : (١) تركيب السيوكينين الكيميائي وعلى وجه الخصوص حلقة الأدينين adenine ring وبالتالي فعاليتها (٢) وجود مركبات سسيتوكينية ريبونوكليوسيدات cytokinine ribonucleosides وسيتوكينية ريبونوكليوتيدات ribonucleotides نشطة في الخلايا (٣) ينيه وينشط السيوكينين تخليق كل من (RNA) والبروتين (٤) ينيه السيوكينين نشاط إنزيمات معينة وتكوين نواتج تفاعلها (٥) وجود السيوكينينات في RNA في المادة الحية in vivo (٦) وجود ارتباط بين الكينيتين والأوليوجونيكليوتيدات Oligonucleotides .

وطبقاً لبعض الأفكار الأولى التي قدمها علماء فسيولوجيا الحيوان فإن الفعل المتبادل بين الهرمونات والمادة الوراثية أو مكونات المادة الوراثية العضية تكون مصحوبة بانتقال الهرمونات من خلال المستقبلات receptors ، أما علماء النبات فلم يُثبتوا صراحة وجود مُستقبل محدد لأي هرمون نباتي ، إلا أن السيوكينينات وكذلك الأوكسينات والجبريلينات تؤثر بوضوح على الخواص الفيزيائية physical properties للـ DNA (43) . ولقد وجد هندرى وويذام وشهان Hendry, Witham and Chapman (39, 126) أن الجزيئات النشطة حيويًا والتي تعمل كمنظمات للعديد من العمليات الفسيولوجية في النباتات والحيوانات يمكنها على الأقل نظرياً أن تتفاعل مع جزء الـ « DNA المزدوج

الأحبال « "double-stranded" » عن طريق الإندساس البيئي intercalation ، وكما أشرنا من قبل في فصل الجبريلينات ، فإن هذه العملية تتضمن وضع مناسب في الجزئ بين أزواج القواعد لجزئ الـ DNA المزدوج الأحبال double-stranded DNA (أنظر شكل ٢٠ - ١١) . والإندساس البيئي للسيوكينين في جزئ الـ DNA لا بد أن يتسبب في



شكل ٢٠ - ١١ : نموذج الحشو - الفراغي CPK space-filling model لاقتراح الضاعل المتبادل بين الـ DNA - والسيوكينين . يتفاعل الزيتين مع الـ DNA بين الـ الأدينين - ثيمين (A - T) وبين أزواج قواعد الأدينين - الثيمين = (A-Tbase Pairs) .

إحداث تحورات في الوسادة (أى القالب أو الإستمبة) (template modification) مثل تبادلات الهيكل frame-shifts ، والقراءة الخاطئة misreading ، وكبح الجين gene repression وإزالة كبح الجين gene derepression ... وهكذا ، وهذه العمليات مهمة لميكانيكيات عملية النسخ والترجمة mechanics of transcription and translation وتلك مهمة للعديد من العمليات الفسيولوجية وعمليات التشكل الوراثية المظهرية morphogenetic process ، كذلك من المحتمل جدا ارتباط السيتوكينينات مع الـ DNA المزدوج الأحبال (مثلا تكوين معقدات عكس الشفرة anticodon والتتابع الشفرى codon sequences للحمضيين النوويين mRNA و tRNA ، إلا أنه حتى اليوم لا يوجد تدعيم محدد تجريبياً يؤيد تلك التخيلات .

يوجد دليل على ارتباط السيتوكينينات مع البروتين الريبوزومى ribosomal protein ، مما يؤدي إلى اقتراح وجود مكان واحد على الأقل لفعل السيتوكينين على الريبوزوم وتأثيره على بناء البروتين ، وأيضا بناء على اعتبارات التأثيرات الملاحظة حديثاً والتي تدل على أثر الزيتين على تحورات الجدار الخلوى ، فمن المحتمل أن السيتوكينينات لها أماكن نشاط متعددة فى الخلايا النباتية . وأماكن النشاط فى الخلية لا بد أن تعكس reflect المعلومات الصادرة من جزء الـ DNA .

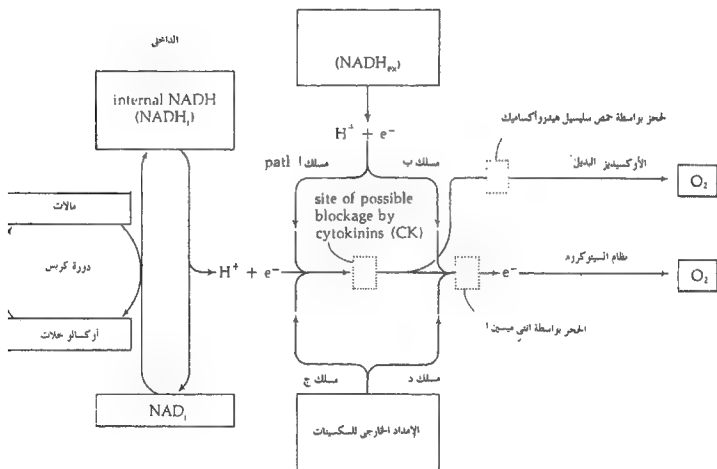
السيتوكينينات والمسلك البديل للتنفس

Cytokinins and Alternative Pathway of Respiration

اتضح من الدراسات الحديثة لميلر C.O.Miller أن السيتوكينينات [٦ - بنزيل أمينو بيورين (BAP 6-) والكينيتين Kinetin ، و ٦ - أيزوبنتينيل أمينوبيورين 6-isopentenylamino purine تؤثر على تنفس الميتوكوندريا mitochondria المعزولة من ستة أنواع نباتية وهى : الفاصوليا الشجرية bush bean وفاصوليا المَنج mung bean ، وفول الصويا Soybean ، والذرة maize والبسلة peas والقمح Wheat (75) ، حيث وجد أن السيتوكينينات (٦ بنزيل - أمينوبيورين - والكينيتين) تثبط استهلاك O_2 فى الميتوكوندريا إذا أُمدت بالمالات malate بكفاءة تفاعل ، إلا أن الزيتين Zeatin والأدينين adenine لا تثبط أكسدة المالات فى الميتوكوندريا ، كذلك فإن "6-BAP" تثبط أكسدة كل من NADH والسكسينات Succinate تحت ظروف معينة .

وتثبط السيتوكينين لأكسدة السكسينات فى الميتوكوندريا فى وجود أنتى ميسين - أ antimycin A يكون مشابهاً لتلك التثبيط الذى يسببه حمض سليسيل هيدروأكساميك

salicylhydroxamic acid ، ويوقف مركب أنتى ميسين أ (antimycin A) نظام نقل الإلكترون. خلال نظام السيتوكروم التقليدي . ولكن حمض سليسيل هيدروأكساميك salicylhydroxamic acid معروف بأنه مشبط لمسلك التنفس البديل ، لذلك فإن الجزء من عملية التنفس الذى يُشبط بسيتوكينينات معينة فى وجود أنتى ميسين أ لا بد أن ينتمى إلى المسلك البديل . ويوضح شكل ٢٠ - ١٢ مخططاً لأثر السيتوكينين على المسلك البديل للتنفس .



شكل ٢٠ - ١٢ : التأثير المقترح لمركب ٦ بنزيل أدينين والسيتوكينينات الأخرى على المسلك البديل للتنفس الميتوكوندىرى mitochondrial respiration فى الفاصوليا الشجرية bush bean ، و فاصوليا المنج mung bean ، وفول الصويا Saybean ، والذرة maize ، والبسلة pea والقمح wheat .

وعند نقطة (CK)^(١) في الشكل فإن السيتوكينينات تمنع أو تحجز^(٢) block سريان تدفق الأليكترونات من المالات (flow of electrones from malate) عن طريق NADH الداخلي (NAD⁺). تدفق سريان الإليكترونات من NADH الذي يُمد خارجياً (NADH_{ex}) (external supplied NADH) والسكسينات Succinate إلى نظام السيتوكروم يأخذ طريقه خلال طريقي ب و د (routes b and d) على التوالي . والسيتوكينينات (CK) لا تحجز الإليكترونات هنا ، ولكن تدفق سريان الإليكترونات إلى الأوكسيديز البديل alternative oxidase (أى المسلك البديل alternative pathway) من NADH الذي يُمد خارجياً (NADH_{ex}) والسكسينات لا بد أن يكون خلال طريقي أ و ج (routes a and c) على التوالي ، ولا بد أن يُحجز بالسيتوكينينات أو سليسيل هيدروكساميد salicylhydroxamide .

وبالرغم من أن الملاحظات التي قدمها ميلر Miller تثير الاهتمام بالنسبة لأثر السيتوكينين على المسلك البديل ، لكنه يوجد شك فيما إذا كانت هذه التأثيرات ذات أهمية فسيولوجية . وكما أشار ميلر Miller في أنه لكي يُثبط تنفس الميتوكوندريا فإن استخدام السيتوكينينات النشطة بتركيزات أعلى عن تلك اللازمة لإظهار الأثر الهرموني ، أى أن التركيزات تكون أعلى من مدى المجال المطلوب للتأثيرات العقاقيرية pharmacological effects كذلك فالزيتين Zeatin وهو السيتوكينين الطبيعي ذو الانتشار الواسع ليس مثبطاً فعالاً لأكسدة المواد وسريان تدفق الإليكترونات عن طريق المسلك البديل . وهذا التناقض في فعالية هذا الهرمون الطبيعي (الزيتين) ممكن أن يعكس reflect قابلية مقدرة الخلية على التحكم في تراكم هذا الهرمون . ويشكل تأثير بعض السيتوكينينات على التنفس الأسس لمزيد من الأبحاث المتعمقة والتي يمكن أن تمدنا بالإجابات عن تأثيرات السيتوكينينات عن الأوجه المختلفة للأبيض الخلوى .

التأثيرات الفسيولوجية للإيثيلين Physiological Effects of Ethylene

لقد عرف العلماء منذ زمن قريب أن الإيثيلين يؤثر على العمليات الفسيولوجية المختلفة في النباتات - ابتداءً من الإنبات وحتى نضج الثمار . وقد أدرك المزارعون

(١) اختصار كلمة Cytokinins .

(٢) تعمل بعض الكيماويات كسدود أو حواجز أو موانع لسير تسلسل العمليات الأيضية المتابعة وقد أفادت تلك المركبات في معرفة تتبع وسير العديد من العمليات الأيضية وبالتالي رسم خرائط هذا التسلسل .

القدماء أن هذا الغاز لا بد أن يشجع إنضاج ثمار مختلف أشجار الفاكهة . والتفاحة المتجاوزة النضج overripe ، والتي قد تسمى بالتفاحة الرديئة bad (أى التالفة) فى البرميل barrel^(١) تشجع تجاوز نضج التفاح الآخر المجاور لها من خلال إنتاج الإيثيلين ethylene . والإيثيلين بمعنى آخر ينبه ويشجع إنزيمات التحلل degradation enzymes ، وتفكك الخلايا cell loosening ، وتفاعلات إنضاج فسيولوجية أخرى .

كانت الدراسات الفسيولوجية لنضج الثمار - وظهور طرق التحليل الكروماتوجراف الغازى gas chromatograph الفضل الأول فى اكتشاف والتعرف على الإيثيلين كهرمون نباتى هام . وبعض العمليات الفسيولوجية التى تتأثر بالإيثيلين هى : إنطلاق وتحور البذور releas of seeds ، وسكون الراعم bud dormancy ، وشحوب البادرات الظلامى seedling etiolation ، ونمو البادرات seedling growth ، ونمو الساق stem growth وإنشائية الزهرة والثمرة flower and fruit initiation ، ونمو وإنضاجية الثمرة fruit growth and ripening ، وتشجيع تساقط كل من الأوراق والأزهار والثمار promotion of leaf, flower and fruit abscission .

بالتأكيد فإن الإيثيلين يختلف تماماً فى الخواص الطبيعية عن الهرمونات النباتية الأخرى ، فعلى درجات الحرارة العادية الطبيعية الملائمة ، والمناسبة للعمليات الفسيولوجية ، يكون الإيثيلين على الصورة الغازية ، وبالتأكيد فإن تركيبه يكون بسيطاً $(CH_2=CH_2)$. ولكنه يشبه الهرمونات النباتية الأخرى من حيث أن الكميات الدقيقة (minute) منه تنتج فى الأنسجة النباتية السليمة وتسبب تغيرات جوهرية مثيرة dramatic changes^(٢) فى العمليات النباتية . اختلاف آخر بينه وبين الهرمونات النباتية ألا وهو أنه ينتشر خارجاً من الأنسجة النباتية بسرعة^(٣) . ويبدو من المحتمل أن العديد من التأثيرات التى قد تنسب إلى الأوكسين بمفرده تحدث فى الواقع بتأثير الإيثيلين سواء أكان هذا التأثير بفعل الإيثيلين بمفرده أو بالتعاون مع الأوكسينات . هذا بالإضافة إلى أن الإيثيلين يحدث فى المادة الحية in vivo بالتجريح wounding ، وبالاتكاك (أى الفرك rubbing ، وبالتشعيع radiation) وبعض الكيمياويات التى تتضمن الأوكسينات .

(١) يبدو أن هذا مثل شعبى دارج فى الولايات المتحدة وهو يشابه المثل العامى فى مصر وهو الثمرة المُقطَّعة تُقطَّبُ غيرها والمقصود هنا ليس الثمار فى المثل العامى فى مصر ولكن المقصود به أن أى تالف يُلفٍ غيره .

(٢) كلمة dramatic تعنى « درامى » أى الخبير للعواطف ، إلا أن معناها هنا المثيرة نتيجة للتغيرات الجوهرية التى تحدث فى العمليات الفسيولوجية .

(٣) بالطبع لأنه على الصورة الغازية كما أنه أسهل انتشاراً داخل الأنسجة النباتية فى حالة إضافته صناعياً ، خاصة فى حالة إنضاج كثير من ثمار الفاكهة صناعياً بعد قطعها بالتخزين خاصة تلك الثمار التى لا تتضج على النبات .

إنضاج الثمار Fruit Ripening (أى التسوية)^(١)

تعانى معظم الثمار من ارتفاع حاد في معدل التنفس ، ثم ما يلبث أن يهبط بالقرب من نهاية الإنضاج (التسوية) . وقد أطلق كيد و وست Kidd and West (44) على هذه الظاهرة إصطلاح « طور حدة الارتفاع التنفسى الإنضاجى الحرج » « Climacteric rise » وذلك في عام ١٩٣٠ م عندما نشرأبحاثهما عن طُرز السلوك التنفسى أثناء تخزين ثمار التفاح ، واختصر الاصطلاح إلى « الطور التنفسى الإنضاجى الحرج » « Climacteric »^(٢) [طور الإنضاج الحرج] وأصبح هذا الاصطلاح شائعاً دولياً ، وهذا « الطور الإنضاجى الحرج » يعمل كدافع أو محرك في الدخول وتقدم تلك التحولات التى تسرع من تحول الثمرة من حالة عدم النضج إلى حالة النضج (الصلاحية للأكل edible) .

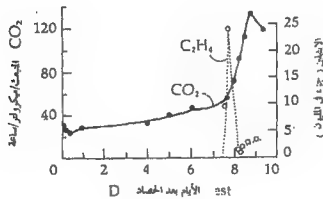
لوحظ قبل اكتشاف والتعرف على الإيثيلين كنتاج طبيعى من النباتات مع شيء من الدهشة أن الثمار الناضجة ينبعث منها « مواد طيارة »^(٣) « Volatile substances » تعمل على إسراع إنضاج ثمار أخرى مجاورة لها وقد عرفت هذه المادة بأنها الإيثيلين ، والذي تم اكتشافه بكميات صغيرة في كل الثمار التى تم لإختبارها . وأظهرت القياسات التى أجريت على أنسجة الثمار أثناء نضجها أن كمية الإيثيلين تكون صغيرة جداً في جميع الأوقات ولكن هذه الكمية تزيد أكثر من مائة مرة قبل « طور الإنضاج الحرج » مباشرة أو أثناءه . ولقد وُجد أن الظروف التى تبطئ أو تُعيق النضج مثل درجات حرارة التخزين المنخفضة تُعيق أيضاً إنتاج الإيثيلين . وفي النهاية فإن إضافة الإيثيلين للثمار الغير ناضجة سوف يؤدي إلى ظهور « طور الإنضاج الحرج » ويسرع من عملية الإنضاج . وهكذا أصبح من الثابت أن الإيثيلين يعتبر هرمون إنضاج الثمار الحقيقى true fruit ripening hormone .

(١) يجب أن نفرق بين كلمة fruit ripening أى الوصول بالثمرة إلى حالة التسوية والنضج وبين كلمة mature أى اكتمال النمو الناضج .

(٢) كلمة climacteric تعنى الفترة الحرجة من سن الإنسان الذى يقع ما بين ٤٥ إلى ٦٠ سنة والتي تبدأ فيها القوى الحيوية في الانخفاض والهبوط - وقد يعبر عنها أيضاً بسن اليأس عند السيدات - وقد اتخذ هذا الاصطلاح في العديد من العلوم البيولوجية الأخرى للدلالة على أطوار معينة يمر بها الكائن الحي لذلك فقد ارتأينا أن نعبر عنه عربياً في حالتنا هذه « بطور الإنضاج الحرج » والذي ينتهى بالشيخوخة أو يُعجل بها وذلك للتمييز بينه وبين ما يطلق على حالات أخرى في العلوم البيولوجية .

(٣) يمكن إدراك تلك المواد الطيارة من الرائحة المبهطة من ثمار الفاكهة في مخازن الإنضاج ، وأيضاً من ثمار الفاكهة الموضوعة في أماكن مغلقة وذلك بحاسة الشم .

في بعض الثمار يتوازى إنتاج الإيثيلين مع الزيادة في التنفس خلال « طور الإنضاج الحرج » ، وفي بعض الثمار الأخرى يزداد إنتاج الإيثيلين في بداية « طور الإنضاج الحرج » ، ثم يتناقص كلما اقترب معدل التنفس من الذروة (peak) (أنظر شكل ٢٠ - ١٣) . وتدفق (gush) الإيثيلين الذي يحدث في أنسجة الثمرة والذي لا يبدو ببساطة أنه إحدى نواتج « طور الإنضاج الحرج » ولكنه بالأحرى يعمل كدافع ومحرك لعوامل أخرى والتي تُبدأ في إنشاء عملية الإنضاج . ويجب أن نفهم ونذكر أن عملية إنضاج الثمار عملية ديناميكية نشطة *Dinamic active process* تتضمن : (١) تحليل المواد المخزنة *hydrolysis of stored materials* (٢) « التلين » أو « التطرية » من خلال التغيرات الإنزيمية للمواد البكتينية *softening through enzymatic changes of pectic substances* ، (٣) التغيرات الصبغية *Changes in pigmentation* ، (٤) التغيرات في مكونات النكهة *changes in flavor components* (٥) التغيرات الجوهرية المثيرة في التنفس *dramatic changes in respiration* (٦) حدوث تفاعلات كيميائية حيوية أخرى . ونحن لا نعرف حتى الآن كيف يحفز الإيثيلين الإنضاج ، إلا أنه توجد حالياً نظريتان لشرح التغيرات الأيضية التي تحدث أثناء النضج ، وفي كلتا النظريتين لا بد أن يلعب الإيثيلين دوراً بارزاً .



شكل ٢٠ - ١٣ : العلاقة بين إنتاج الإيثيلين والتنفس خلال طور حدة الإنضاج الحرج .

وقد حاول الباحثون الأوائل أن يفسروا « طور الإنضاج الحرج » Climacteric على أساس أنه تعبير عن التغير في ثبات التنظيم العضوى change in organization resistance ، أى التغير في نفاذية النسيج tissue permeability - وهذا يعنى التغير في خواص نفاذية الأغشية التى تفصل إنزيمات معينة عن مواد تفاعلها ، حيث يحدث هذا التغير خلال « طور الإنضاج الحرج » وهذا بدوره يؤثر على التنفس وعمليات أيضية أخرى . وأدت الدراسات الحديثة للتغيرات في نفاذية الأغشية إلى إحياء هذه النظرية . فقد وجد ساكر Sacher (102) ، على سبيل المثال ، أن زيادة تسرب ونضح الذائبات في نسيج الموز تسبق بداية « طور الإنضاج الحرج » بحوالى ٤٤ ساعة ، وتحدث النفاذية العظمى للأغشية عند ذروة التنفس . كذلك وجد ينج وبيل Young and Biale (131) من دراستهما على امتصاص الفسفور المشع ³²P في أقراص ثمار الزبدية avocado pear^(١) أن طور الإنضاج الحرج « يبدأ بعد حدوث تغيرات في خواص الأغشية الخلوية . ولا بد أن نعلم بالتالى أن الإيثيلين قد وُجد أنه يسبب زيادة في نفاذية الأنسجة (58, 121) ، إلا أن تأثير الإيثيلين على نفاذية الأغشية ربما يكون تأثيراً غير مباشر . فقد رأى مايك و هيلفى Mayak (65) and Helevy أن الإضافة الخارجية للإيثيلين exogenous applications على بتلات الورد قد سببت زيادة نشاط حمض الأبسيسيك (ABA) هذا وقد أوضح جليнка Glinka (30) أن حمض الأبسيسيك (ABA) قد غيّر خواص نفاذية أغشية خلايا جنور عباد الشمس .

أما النظرية الثانية ، فتعتمد في جوهرها على استمالة تكوين الإنزيمات (enzymes formation) ، وتلقت هذه النظرية دعمها من الدراسات التى أظهرت أن زيادة محتوى البروتين يصاحب ويلازم « طور الإنضاج الحرج » (25, 41) ، فقد تتكون إنزيمات جديدة تختص بعملية الإنضاج "new- ripening enzymes" ويترتب على نشاط هذه الإنزيمات تغيرات في العمليات الأيضية المختلفة التى تحدث أثناء وبعد « طور الإنضاج الحرج » . وقد أثبت فرنكل وكلين ودبلى Frankel, Klein and Dilley (25) أن إنضاج الثمار يمكن أن يُعاق وذلك بإيقاف تخليق البروتين بمركب سيكلوهيكسيميد cycloheximide عند استعماله في المرحلة المبكرة لطور الإنضاج الحرج . وتشجيع بناء

(١) الاسم العلمى لجنس هذا النبات هو Persen وهو يتبع عائلة Lauraceae - ثمار هذا النبات تحوى على نسبة عالية من الدهون وهى تستخدم في السلطة والثار لا تتضج على النبات وتعتبر الثار مادة علمية جيدة في الدراسات الإنضاج ثمرية من جهة وهى من المصادر الجيدة للميتوكوندريا المعزولة لذلك فهى مادة علمية جيدة في دراسات التنفس بصفة عامة .

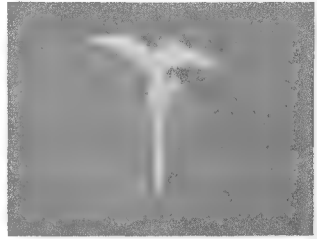
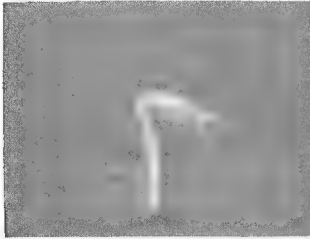
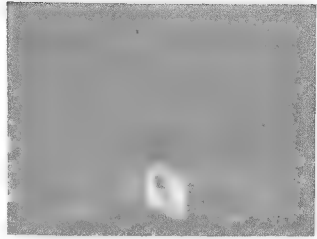
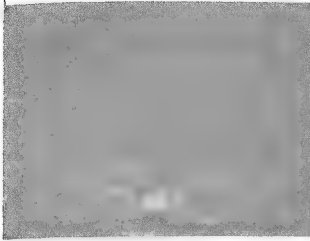
البروتين باستخدام الإيثيلين قد ظهرت في العديد من الأنواع النباتية المختلفة (17, 98, 123). هذا بالإضافة إلى أن تخليق الإيثيلين يحتاج إلى تخليق البروتين خاصة في المرحلة المبكرة « لطور الإنضاج الحرج » ، ومع ذلك فنحن لا نعرف ما إذا كان الإيثيلين عندما يكون في عمله يشجع تكوين بروتين جديد (أى إنزيمات جديدة مثلا) أم لا ؟ ولا بد من إجراء المزيد من الأبحاث لمعرفة طبيعة استقبال الإيثيلين ethylene reception وعمله في الخلايا النباتية .

نمو وانبثاق البادرات Seedling Growth and Emergence

أثناء عملية الإنبات فإن كلاً من الجذير radicle والقمة الخضرية shoot tip ربما تُحمى بأنسجة معينة متخصصة . وفي ذوات الفلقة الواحدة فإن غمد الريشة coleoptile وغمد الجذير coleorhiza تُمثلا أنسجة حماية للسويقة الجنينية العليا وقمة الجذير على التوالي . ولكن في ذوات الفلقتين فإن أسلوب نمو البادرة في التربة أثناء إنباتها وبدونها يكون مهماً على وجه الخصوص كأسلوب حماية لأجزاء النمو الرقيقة للبادرة النامية . وأحد أساليب نمو البادرة ، والمميز لبادرات الفاصوليا على سبيل المثال ، هو الإنبات الهوائي (epigeal germination) حيث تظهر الفلقات فوق سطح التربة مع القمة الخضرية النامية ، وذلك نتيجة لاستطالة السويقة الجنينية السفلى hypocotyl وتكوين الخطاف المنعطف للسويقة الجنينية السفلى hypocotyl hook (أنظر شكل ٢٠ - ١٤) وعندما تستطيل السويقة الجنينية السفلى فإن القمة الخضرية والفلقات تكون محمية وتسحب إلى أعلى خلال التربة ، وعندما يظهر ويزغ الخطاف المنعطف للسويقة الجنينية السفلى ويتعرض للضوء فتستقيم السويقة وتنمو بعد ذلك بتناسق وذلك كنتيجة لاستقامة الخطاف المنعطف بفعل الضوء .

وأنواع أخرى معينة من ذوات الفلقتين تتميز بالإنبات الأرضي hypogean germination ، وفيه تظل الفلقات تحت سطح التربة ولا تستطيل السويقة الجنينية السفلى ، وفي هذه الحالة تنقوس الريشة (arched plumule) وتستطيل السويقة الجنينية العليا epicotyl وتحمي القمة الحساسة وذلك كلما اندفع قوس السويقة الجنينية العليا إلى أعلى خلال حبيبات التربة^(١) . وعندما يصل قوس السويقة الجنينية العليا إلى سطح التربة

(١) حيث يتحمل قوس السويقة الجنينية العليا عبء الاحتكاك بالتربة وإزاحة حبيبات التربة من أمام الريشة الرقيقة .



شكل ٢٠ - ١٤ : الإنبات الهوائى نمو بادرة الفاصوليا (*Phaseolus vulgaris*) يوضح خطاف السوقية الجنينية السفلى المُعْقَبَى والنمو المتناظر فوق سطح التربة .

مهداه من : Nickerson-Zwaan B.V., Barendrecht, the Netherlands .

فيستقيم هذا القوس بفعل الضوء^(١) .

وخلال نمو بادرات ذوات الفلقتين فإن الإيثيلين ينتج إما فى الريشة وقوس الريشة (فى حالة الإنبات الأرضى) ، أو ينتج من منطقة السوقية الجنينية السفلى (فى حالة

(١) بالطبع يكون نمو قوس السوقية الجنينية السفلى فى بادىء الأمر غير متناسق بمعنى أن معدل النمو فى السطح المقعر السفلى يكون أسرع من النمو فى السطح المقعر العلوى من السوقية مما يؤدي إلى استقامة السوقية أفقياً حيث يصبح النمو متناسقاً على جميع جوانب السوقية وبمعدل واحد متزن كل ذلك يحدث بمجرد بذوغها من سطح التربة .

الإنبات الهوائى) . ومكان الإنتاج الخاص بالإيثيلين يكون مسئولاً عن تنشئة وتكوين واستمرارية أى من قوس الريشة plumular arch أو الخطاف العقيفى للسويقة الجنينية السفلى hypocotyl hook تبعاً لطريقة الإنبات. وأثناء إتمام البادرة الشاحبة ظلامياً etulated seedlings داخل التربة فإن الإيثيلين يشبط نحو منطقة الخطاف العقيفى للسويقة الجنينية العليا أو منطقة قوس السويقة الجنينية السفلى . وعندما يظهر ويرز خطاف السويقة الجنينية السفلى أو قوس الريشة فوق سطح التربة فإن الضوء (الضوء الأبيض أو الأحمر الذى طوله ٦٦٠ نانومتر) يسبب انخفاضاً ملحوظاً فى تخليق الإيثيلين ويسمح للخطاف العقيفى أو قوس الريشة أن تستقيم ويصير النمو متناظراً على جميع الجوانب بعد أن تستقيم . وكذلك فقد وجد تجريبياً فى البادرات النامية أن الضوء الأحمر (٦٦٠ نانومتر) يشجع إستقامة الخطاف العقيفى للسويقة الجنينية السفلى وإستقامة قوس الريشة ، إلا أن الضوء الأحمر البعيد far-red light (٧٣٠ نانومتر) يضاد ويعكس أثر الضوء الأحمر . وهكذا فإن التعبيرات المورفولوجية التركيب تكوينية الوراثة morphogenetic expression (انبساط الريشة أو السويقة الجنينية السفلى للبادرات) ينظمها مستويات الإيثيلين المنتج فيها . ومن الجدير بالذكر أن الأنسجة الخضراء للبادرات لا تكون حساسة للإيثيلين مثل نظائرها الشاحبة ظلامياً .

تساقط الأوراق Leaf Abscission

تساقط الأوراق ما هى إلا عملية ديناميكية (dynamic process) لها مدلولاتها الوظيفية من خلال إحلال الأوراق خلال الدورة الخضرية (vegetative cycle) للنبات وكجزء من العملية الميكانيكية لمقاومة برودة الشتاء القارص overwintering (أى التقسية الشتوية winter hardening) وذلك للأشجار متساقطة الأوراق . وتم عملية سقوط الورقة من خلال تكوين طبقات من الخلايا البرانشيمية تكون فى العادة عند قاعدة العنق الورق . وتوجد بمنطقة الانفصال خلايا ذات حجم أصغر من العناصر الوعائية والألياف مما يؤكد حقيقة أن هذه المنطقة تكون أضعف من المناطق المحيطة بها .

وأثناء إتمام واكتمال نمو (maturation) الأوراق ، فرما ينتج النصل الأوكسين الذى يتدفق منه إلى منطقة الانفصال abscission area حيث يمنع تكوين طبقة الانفصال abscission layer ، إلا أنه عند نقطة ما يبدأ فى تكوين طبقة الانفصال . وتتنصف الطبيعة الديناميكية الوظيفية لتكوين طبقة الانفصال بزيادة تخليق الإنزيمات المحورة للجدار الخلوى cell wall- modifying enzymes وكذلك زيادة تخليق البروتينات الأخرى مع زيادة فى التنفس ، هذا

بالإضافة إلى قلة حساسية الخلايا المُسنة aging cells إلى التأثيرات المثبطة للأوكسين ، وعلى النقيض من ذلك فإن تلك الخلايا تصبح حساسة وتستجيب للإيثيلين الذى يسرع من الشيخوخة وتكوين طبقة الانفصال . ومع بداية عملية التساقط فإن إضافة الأوكسينات خارجياً تسرع أيضاً من عملية التساقط ، وهذا التأثير يرجع إلى أن الأوكسين ينبه ويشجع التخليق الحيوى للإيثيلين . وبمجرد أن يتركز الإيثيلين فى خلايا منطقة الانفصال ، فإنه يشجع وينبه إنتاج إنزيم السليوليز cellulase الذى يحلل السليولوز cellulose ويسبب تقطيع وتمزيق الجدار الخلوى cell wall disruption وبالتالى تنفصل الخلايا ، وتعمل القوى الميكانيكية مثل الريح على إتمام عملية انفصال وتساقط الأوراق .

الاستجابيات الأخرى Other Responses

بعض التأثيرات الأخرى الإضافية للإيثيلين على نمو النبات تشمل : تثبيط استطالة الجذور والسوق والأوراق - وتشجيع وتنبية تكوين الجذور العرضية (adventitious roots) على السيقان - وتثبيط ظاهرة الانتحاء الأرضى geotropism فى البسلة - وتثبيط التزهير - وتثبيط الحركة التأثيرية (الإيقاعية) العليا epinasty .

والإيثيلين مثبط قوى لنمو السيقان والجذور ، ومن المعروف أن التأثير المثبط للتركيزات العالية من الأوكسينات يكون بالكامل نتيجة لتنبية الأوكسين لتخليق الإيثيلين ، وفى الواقع فإن قِطْعَ الجذور المحضنة مع الأوكسين تُخلق الإيثيلين . وعلى الرغم من أن الإيثيلين يثبط نمو الجذور إلا أن العلماء لا يعتقدون أن الإيثيلين هو المادة الوحيدة المثبطة والمشاركة فى الانتحاء الأرضى للجذور . وكما أشرنا سابقاً (إرجع إلى الأوكسين والانتحاء الأرضى) ، فإن هناك دلائل كثيرة تدل على أن حمض الأبسيسيك abscisic acid هو أحد المثبطات التى تنتج فى القلنسوة root cap والتى تهجر جانبياً migrates laterally وتثبط النمو .

والإيثيلين مثبط فعال فى نمو البراعم ومن هذه الوجهة فربما يكون له تأثير مُتحكم فى السيادة القمية . ويبدو أن الإيثيلين يكون سائداً فى وجوده فى الأنسجة المرستيمية حيث يُنتج الأوكسين فى هذه الأنسجة . وفى النباتات الضوء إغمائية الناضجة (1) - mature light

(١) بالطبع جميع النباتات الخضراء هى نباتات ضوء إغمائية إلا أن المقصود بها هنا هى تلك النباتات التى تحتاج إلى ضوء الشمس الساطع وليست نباتات الظل والتى لها احتياجات ضوئية أقل من ضوء الشمس الساطع .

grown plants يبدو أن نمو البراعم الجانبية يُعاق بفعل إندول حمض الخليك في إنتاج الإيثيلين في مناطق العقد nodal regions وذلك كنتيجة لانتقال الأوكسين إلى هذه المناطق من البرعم الطرفي وأنصال الأوراق .

وقد عرفنا من قبل أن السيوكينينات يمكنها أن تتغلب على التأثير المثبط للـ IAA على نمو البراعم الجانبية . وأظهرت دراسات بوج و بوج (12) Burg & Burg أن تثبيط نمو البراعم الجانبية بالإيثيلين أو الأوكسين يتم التغلب عليها بالكامل بالكينتين . أما الدراسات الأخرى فقد أظهرت أن نمو البراعم الجانبية يمكن أن يحدث جزئياً على نباتات البسلة الكاملة عند وضعها في جو يحتوى على ٥٪ CO_2 (112) ، حيث يعتبر ثنائي أكسيد الكربون مثبط تنافسى (competitive inhibitor) للإيثيلين .

ويتميز تثبيط استطالة الجذور والسيقان بالانتفاخات الجانبية (lateral swelling) وخاصة في المناطق العادية للاستطالة . ومن الثابت بعض الشيء عن هذه التأثيرات تلك الحقيقة في أن سيقان البسلة الشاحبة ظلامياً في وجود الإيثيلين فلا تُبدى أو تُظهر استجابة للجاذبية gravity ، ونتيجة لذلك فإنها تنمو بطريقة غير مستجيبة لإنتحاء الجاذبية ageotropic (أى غير حساسة أو غير مستجيبة للجاذبية) . ونحن نستطيع أن نفسر ذلك التأثير للإيثيلين بأنه يعمل كمحاصر blocking للتحرك الطبيعي للأوكسينات والذي يحدث كاستجابة للجاذبية الأرضية ، فقد لاحظ الباحثون أن قطاعات ساق البسلة النامية في محاليل مخففة من الأوكسين عادة ما تُظهر تقوساً ملحوظاً يساوى ٤٠° أو أكثر . وبما لا بد أن نتوقع فإن تقوس القطاعات يرجع للتوزيع غير المتناظر للأوكسين . قطاعات ساق البسلة المُحضنة incubated على جانبها في محلول $IAA-^{14}C$ أظهرت تناسباً لتوزيع ^{14}C من الجانب السفلى إلى الجانب العلوى يعادل ٧٢ : ٢٨ ، إلا أن هذه النسبة تصير ٥٥ : ٤٥ لو اشتملت التجربة على الإيثيلين (11) ، وعلى هذا الأساس ، ففي قطاعات ساق البسلة على الأقل فإن التحرك الجانبى للأوكسين الذى يحدث كاستجابة للجاذبية الأرضية قد حجز بالكامل بالإيثيلين . وقد لاحظ الباحثون عدم وجود تأثير ذاتى ومباشر للإيثيلين على الانتقال الطولى للأوكسين ، إلا أن التعريض الطويل للإيثيلين يشبط الانتقال الطولى للأوكسين .

وقد وجد عدد من الباحثين أن التركيزات المنخفضة من الـ IAA وأوكسينات أخرى تسبب تكوين الإيثيلين في الجنور والسيقان والأوراق والأزهار والثمار لجميع النباتات التى اختبرت ، وعلى ذلك فإن معظم التأثيرات المثبطة لتركيزات الأوكسين المرتفعة ترجع إلى الكميات الزائدة للإيثيلين الذى يتكون .

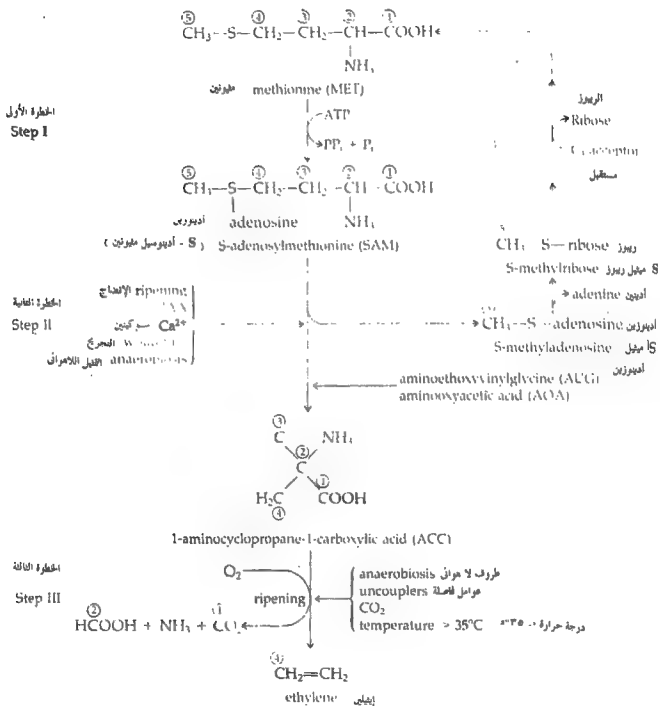
تعريض الورقة للإيثيلين يشجع النمو المتفاوت والمتباين differential growth ، مع زيادة سرعة النمو على الجانب العلوى ، ويمكننا أن نلاحظ هذا النمو كانتفاخات جانبية للخلايا عند قاعدة العنق والعرق الوسطى midvein ، وهذه الظاهرة تعرف بالحركة التأثيرية الإنمائية العلوية epinasty والتي تسبب انحناء الأوراق إلى أسفل ، ويسبب الأوكسين نفس التأثير وذلك من خلال تشجيع الأوكسين في تخليق الإيثيلين في المادة الحية in vivo . وفيما يختص بتأثير الأوكسين كمبيدات الحشائش الأوكسينية الفينوكسية لحمض الخليك phenoxy acetic acids عادة ما تحفز الحركة التأثيرية الإنمائية العلوية في النباتات المرشوشة عرضاً أو ما تدرفه الرياح المحملة ببقايا الأوكسين إلى الصوب الزجاجية أو الحقل . وتحت الظروف العادية (التركيزات الفسيولوجية) فإن الإيثيلين يكون مهماً في تنظيم زاوية الأوراق العادية عن طريق التحكم في التوازن بين استجابيات الحركة التأثيرية الإنمائية العلوية epinastic والحركة التأثيرية الإنمائية السفلية hyponastic (نمو الجانب السفلى) .

ويشط الإيثيلين الإزهار في معظم النباتات ، إلا أن الأناناس pineapple هو الاستثناء المشهور في هذا الشأن . وفي الحقيقة فإن الأوكسين المضاف خارجياً قد استعمل لتنبية إنتاج الإيثيلين وتشجيع إزهار الأناناس . كما استعملت المادة التجارية « إثيل » « ethrel » لدراسة أثر الإيثيلين على الإزهار ، حيث يتحرر الإيثيلين من هذه المادة الكيميائية . ويتوقع العلماء أن مثل هذه الكيماويات التي تطلق الهرمون النباتي phytohormone-releasing chemicals أو « مولدات » « precursors » الإيثيلين في التخليق الحيوى في النباتات سوف يكون لها استخدامات تطبيقية تجارية واسعة في المستقبل في تنظيم نمو النبات .

التمثيل الحيوى للإيثيلين Ethylene Biosynthesis

كان ليبرمان ومابسون وكوبنشى وواردال Lieberman, Mapson, Kupnishi and Wardale (56) أول من اقترحوا أن الحمض الأميني الميثيونين methionine المحتوى على الكبريت هو المُنشِئ الأول الطبيعى (primary natural precursor) للإيثيلين في النباتات . ويعتبر يانج وكو وبرات Yang, Ku, and Pratt (130) أول من لاحظوا تحت ظروف نظام نموذجي model system أن الإيثيلين يمكن أن يتكون من الميثيونين وقد أعلنوا ذلك عام ١٩٦٦ ، وأظهرت الأبحاث بعد ذلك بسرعة أن معاملة الثمار والأنسجة الخضرية بالمثيونين يسرع من إنتاج الإيثيلين (56, 13) ، هذا بالإضافة إلى أن يانج Yang (128) أثبت

باستعمال الميثيونين المميز ذرياً labeled methionine (الموسوم) أن ذرق الكربون الثالثة والرابعة الخاصة بالمثيونين هما المكونتين للكربون في الإيثيلين. وتجمعت أدلة كثيرة الآن تثبت أن الميثيونين هو المنشأ الأول والمولد للإيثيلين في العديد من النباتات الراقية (129) ويوضح (شكل ٢٠ - ١٥) مسلك التمثيل الحيوى لتكوين الإيثيلين من الميثيونين



شكل ٢٠ - ١٥ : التمثيل الحيوى للإيثيلين .

وأهم الصفات المميزة للتمثيل الحيوى للإيثيلين كما هو مبين فى (شكل ٢٠ - ١٥) أن ذرة الكربون الأولى للميثيونين تتصاعد على صورة CO_2 والتي تتحرر مع NH_3 أما ذرة الكربون الثانية فتتحول إلى حمض الفورميك formic acid ، أما ذرتا الكربون الثالثة والرابعة فتُمنحان للإيثيلين كما أثبت ذلك بوج وكلاجت (13) Burg and Clagett فى عام ١٩٦٧ م ثم أخيراً بواسطة يانج Yang (128) ، والكبريت المتبقى يعاد مرة أخرى إلى دورة إنتاج الميثيونين .

وأهم الملاحظ فى هذا المسلك الموضح فى (شكل ٢٠ - ١٥) يمكن إيضاحه فيما يأتى :

الخطوة الأولى : تحويل الميثيونين (methionine (MET إلى S - أدينوزيل ميثيونين S-adenosylmethionine (SAM) ويحتاج ذلك إلى ATP الذى يعطى بروفوسفات pyrophosphate والفسفور غير العضوى (Pi) .

الخطوة الثانية : يتحول (SAM) إلى ١ - أمينو سيكلوبروبان ١ - حمض الكربوكسيلك 1- carboxylic acid -1- aminocyclopropane أو (ACC) وهذا التفاعل يحفزه إنزيم تخليق الـ ACC (ACC synthetase) وهذا على الأقل فى أنسجة ثمار الطماطم (129) ، وهذا الإنزيم يتحكم فى معدل تكوين الإيثيلين ، وتنظم بعض الكيماويات نشاط هذا الإنزيم أو مستواه والتي تشمل الـ IAA ، وكذلك بالجروح وفى وجود أو غياب الأوكسجين (حيث ينقص مستوى الإنزيم تحت الظروف اللا هوائية) وكذلك بعض العوامل (من المحتمل هرمونات نباتية) الخاصة بعملية الإنضاج (التسوية) . وبمعنى أكثر دقة ميكانيكية ما مجهولة حالياً ، فإن كل العوامل السابقة الذكر تعمل

بطريق مباشر على حث الإنزيم وبهذه الطريقة تتحكم فى معدل تكوين إنزيم ACC synthetase وبالتالي تتحكم فى إنتاج الإيثيلين . والنقطة الهامة التى يجب التأكيد عليها هى أن الـ IAA ينبه إنتاج الإيثيلين وذلك من خلال فعله الأساسى على حث إنزيم "ACC synthetase" (129) ، تلك الحقيقة هامة لتفهم الفعل والعمل الهرمونى على ضوء المعلومات الوراثية genetic information ، وفضلاً عن ذلك فإن الهرمونات النباتية الحثة للإنزيمات لا بد أن تتفاعل كيميائياً مع الأحماض النووية . وكما هو موضح فى (شكل ٢٠ - ١٥) فإن الخطوة الثانية ممكن أن تُثبط أيضاً بالمواد التى تثبط الإنزيم مثل الأمينو إيثوكسى فينيل جليسين aminoethoxyvinylglycine (AVG) والأمينو أوكسى حمض الخليك aminooxyacetic acid (AOA) . كذلك فإن أحد الملاحظ الهامة الأخرى فى الخطوة

الثانية هي إعادة دخول الكبريت في تمثيل وبناء ميثونين جديد (129) . في هذا المسلك يوجد مركب « S - ميثيل أدينوزين » "S- methyl adenosine" والذي يؤدي إلى تكوين « S - ميثيل ريبوز » "S- methyl ribose" ، وبالتالي يؤدي إلى تكوين الميثونين وهذه الخطوة الأخيرة لم توضح في الشكل (٢٠ - ١٥) .

الخطوة الثالثة : ويحدث فيها تحول (ACC) إلى الإيثيلين ويترتب على ذلك إنتاج CO_2 ، والأمونيا وحمض الفورميك (formic) وتنشأ المركبات الكربونية (فيما عدا الإيثيلين) من ذرق الكربون الأولى والثانية الخاصة بالمثيونين ، أما كربون الإيثيلين فيأتي من ذرق الكربون الثالثة والرابعة للمثيونين . والعوامل التي تؤثر في هذا التفاعل هي العوامل التي تشجع الإنضاج (تسوية الثمار) ، والمستوى العالي المثبط من CO_2 ، بالإضافة إلى أن التفاعل يُثبط بالمستويات العالية من CO_2 ودرجات الحرارة الأعلى من $53.5^{\circ}C$ والعوامل الفاصلة uncouplers والتي تفصل الفسفرة التأكسدية عن إنتقال الإلكترون مثل الداى نيترو فينول (DNP) dinitrophenol .

ولقد أشار يانج Yang (129) أن فهم هذا المسلك مع ميكانيكية أو آلية تكوين الإنزيمات في الأنسجة النباتية سوف يؤدي إلى التحكم الناجح والمفيد في العمليات الفسيولوجية الضارة لمرحلة « ما بعد الحصاد » "post- harvest" ويؤدي كذلك إلى التحكم في إحداث التشكل المورفولوجي الوراثي morphogenetic events المتأثرة بالهرمونات النباتية .

حمض الأبسيسيك Abscise Acid

في عام ١٩٦٤ عزل كل من ليو وكارنر Liu and Carns (57) مادة على صورة بلورية من ثمار القطن الناضجة (لوز القطن) ، هذه المادة شجعت تساقط أعناق أوراق القطن المنزوعة الأنصال ، ولم يحدد تركيب المركب المعزول وسمى أبسيسين (١) "abscisin I" وقد أدى اكتشافه إلى اكتشاف مادة مشابهة عزها أوهكيوما Ohkuma وزملاؤه (89) من ثمار القطن الحديثة العمر وسموها أبسيسين (٢) "abscisin II" . وأدى التحليل الكيميائي

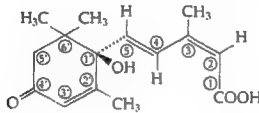
(١) بالطبع أستمد هذا الاسم من فعل المادة على التساقط ، فإذا شئنا أن نعربها فيمكن أن نقول المُسَقَط (١)

أو (٢) .

الجزئى لأبسيسين (٢) فى ذلك الوقت إلى معرفة أنه مركب من خمسة عشرة ذرة كربون .

وأثناء اكتشاف أبسيسين (٢) نشر إيجلز ووارينج (22) Eagles and Wareing أبحاثاً تفيد استخلاص ميثبط يتراكم فى أوراق نبات التامول^(١) birch الموضوع تحت ظروف نهار قصير short-day . وعندما أعيد إضافة هذا المستخلص على أوراق بادرات التامول^(١)، ترتب على ذلك الإيقاف الكامل للنمو القمى apicol growth . وأدت هذه النتائج إلى أن اقترح هذان الباحثان أن هذا المركب هو مشجع الكمون والسكون (dormancy inducer) ، لذلك فقد أطلقا على هذا المركب الغير معروف الصفات الكيميائية فى ذلك الوقت اسم دورمين^(٢) dormin (أى المُسكِن أو المُكْمِن) .

وفى عام ١٩٦٥ م تمكن أوهكيوما Ohkuma وزملاؤه (88) من اقتراح التركيب الكيميائى لمركب أبسيسين (٢) ، كما تمكن كونفورث Conforth وزملاؤه (19) من عزل الدورمين dormin فى حالة نقية من المستخلصات الميثانولية methanolic extracts من أوراق نبات الشنار الأمريكى (السيكامور^(٣) sycamore) ، والمهم أنهم وجدوا أن أبسيسين (٢) والدورمين هما مركب واحد له تركيب كما هو موضح فى (شكل ٢٠ - ١٦) ألا وهو حمض الأبسيسيك .



شكل ٢٠ - ١٦ : حمض S أبسيسيك S-abscic acid

(١) هذا النبات يتبع العائلة البندقية Corylaceae إلا أنهم فى بعض الأحيان يسمونها العائلة التامولية Betulaceae نسبة إلى جنس التامول (Betula) وقد يعرف عربياً بالبيتولا عن اللاتينية وجميع نباتات هذا الجنس من نباتات الأشجار التى تفل أجود أنواع الأخشاب كما يتبع هذا الجنس أيضاً تامول الورق .

(٢) بالطبع هذه الكلمة مشتقة من فعل هذا المركب على تشجيع السكون ويمكن تعريبه إلى المُسكِن أو المُكْمِن .

(٣) سبق التعريف بهذا النبات فهو يتبع العائلة الشنارية platanaceae واسم الجنس العلمى platanus أما تسمية هذا النبات بالسيكامور فهى تسمية خاطئة تؤدى إلى اللبس بينه وبين الجميز Ficus sycomorus . ونباتات جنس الشنار تستخدم فى صناعة الأخشاب ومتجانها .

ولتجنب الالتباس والحيرة التي تنتج من اختلاف الأسماء لنفس المركب الواحد ، قرر العلماء الأساسيون الذين قاموا بالعمل في بداية مراحله على أسس نظام قياسي للتسمية ، تسمية هذا المركب الجديد المكتشف باسم حمض الأبسيسيك (ABA) ^(١) و أسقطت أسماء أبسيسين (١) و (٢) والدورمين وتظهر تلك الأسماء فقط في الدراسات الرائدة الأولى فقط .

كيمياء حمض الأبسيسيك Chemistry of ABA

يعتبر حمض الأبسيسيك من مركبات سس كويرتين ses quiterpene ويحتوى على خمس عشرة ذرة من الكربون ويتميز بحلقة سداسية التكوين ومركزاً غير متناظر وستة من الكربون الإستبدالى الغير مشبع (أنظر شكل ٢٠ - ١٦) والمركز غير المتناظر هو المسئول عن وجود صورتين من المشابهات الضوئية enantiomorph form (أحدهما صورة في المرآة للآخر لا تنطبق عليه) ، وهى R - حمض الأبسيسيك (R) abscisic acid ، والثانية S - حمض الأبسيسيك (S) abscisic acid وصورة الحمض (S) هى الصورة النشطة الموجودة طبيعياً ولهذا السبب يشار إليها ببساطة بـ حمض الأبسيسيك أو (ABA) دون تحديد . هذا بالإضافة إلى أن المشابهين نشطان ضوئياً ، فمثلاً (S)(+) - حمض الأبسيسيك (S)(+) - abscisic acid يعنى الدورة dextrorotatory أى يتسبب في انحراف الضوء المستقطب بشدة إلى اليمين . وفى الحقيقة فإن حمض الأبسيسيك يُكشف عنه عادة بطرق التشتت الضوء بصرية الدورانية (optical rotatory dispersion techniques) لأنه يعتبر من أكثر المنتجات الطبيعية ذات النشاط الضوئى المعروفة للإنسان .

طرق الكشف Methods of Detection

من أكثر الطرق ذات الأهمية التاريخية للكشف والتحقق من حمض الأبسيسيك هى طرق التحليل الاسبكتروبولاريمترية (الطيف مِقطاييه) (spectropolarimetric analysis) ، والتحليل الكروماتوجرافى الغازى (gas chromatographic analysis) ، وطرق الاختبارات الحيوية bioassays .

طرق التحليل الطيف مِقطاييه Spectropolarimetric Analysis

يعتبر حمض الأبسيسيك فريداً في تركيبه حيث أن ذرة الكربون الأولى الغير متناظرة

(١) جرى العرف على كتابة هذا الاسم عربياً أبسيسيك . ويمكن ترجمته عربياً «بحمض التساقط» .

في الحلقة (اليد المركزية a chiral center) تقدم لنا وسيلة سهلة للكشف عن الحمض باستخدام التشتت الدوراني الضوء بصري (ORD) optical rotary dispersion الخاصة بالحمض واستغلت هذه الخاصية لعمل التقديرات الكمية والنوعية لحمض الأبيسيسيك (ABA). في مستخلصات على درجة معتدلة من النقاوة (67) .

وتحسين طريقة (ORD) يستلزم استخدام كل من طريقة (ORD) أى التشتت الدوراني الضوئي وامتصاص الأشعة فوق البنفسجية بالحمض (ABA) وهذا مهم على وجه الخصوص في حالة تقدير كميات الحمض (ABA) بعد عمليات العزل الابتدائية والتنقية الجزئية وبعد التنقية النهائية . والباحث المهتم بتفصيلات هذه الطريقة عليه أن يرجع إلى المراجع الخاصة بهذا الموضوع (67) ، إلا أن هذه الطريقة لم تعد أكثر شيوعاً منذ أن حلت محلها طرق التحليل الكروماتوجرافي الغازي .

التحليل الكروماتوجرافي الغازي Gas Chromatographic Analysis

تعتمد طريقة التحليل الكروماتوجرافي الغازي السائل Gas liquid chromatography (GLC) على تحضير وتطاير مشتقات الحمض المختلفة مثل مشتقات ثلاثي الميثيل سيليل (ABA trimethylsilyl) ، وتنقى العينة في العادة بالكربون النشط وتخلط بمواد مثل بس - ترى ميثيل سيليل أسيتاميد bis- trimethylsilyl acetamide لكي ينتج مشتق حمض الأبيسيسيك ترى ميثيل سيليل trimethylsilyl drivative of ABA ، وتقاس المشتقات المختلفة بعد ذلك بطريقة التحليل الكروماتوجرافي الغازي السائل (GLC) وتنسب إلى كمية معلومة من محلول الحمض المعامل بنفس الطريقة ، وهذه الطريقة حساسة جداً ولها المقدرة على تقدير كمية من حمض الأبيسيسيك في حدود ٠.٣٠ ، ميكروجرام من المواد المشابهة جداً للحمض - ويجب أخذ الحذر في تحضير مشتقات ترى ميثيل سيليل trimethylsilyl واستعمال أعمدة (GLC) ومعايرة Calibration الجهاز .

ومن أحسن الوسائل التحليلية الشائعة قوة لدراسة حمض الأبيسيسيك ABA في مستخلصات النبات هي استعمال الطريقة المشتركة بين التحليل الكروماتوجرافي الغازي وطريقة المطياف الكتلي Gas Chromatography- mass spectrometry (GC-MS) وأساس هذه الطريقة هو فصل مكونات العينة إلى ذروات كروماتوجرافية Chromatographic peaks والتي يمكن تقديرها والتحقق منها مباشرة من خلال أطيفها الكتلية mass spectra والطيف الكتلي لمركب ما mass spectrum يعتمد على أن الجزئيات fragments المشحونة (أى ذوات الشحنة) تكون من الخصائص التشخيصية لتكوين المركب .

واستخدم العلماء على درجة كبيرة من الأداء التحليل الكروماتوجرافي السائل وأجهزة الكشف عن الأشعة فوق البنفسجية liquid chromatography and UV detectors باستمرار وبتقدم وذلك لتتقنة والتحقق من حمض الأبيسيسيك والهرمونات النباتية الأخرى . وهكذا فإن عدد الطرق التحليلية وأجهزتها قد تقدم بدرجة ملحوظة منذ زمن العالم وينت Went ودراساته الرائدة في مجال الأوكسينات .

الاختبارات الحيوية Bioassays

طرق الاختبارات الحيوية التي تستخدم للكشف عن حمض الأبيسيسيك عديدة وتشمل الأمثلة الآتية للاستجابات الحيوية : تثبيط إنبات البذور ، وتثبيط انحناء غمد الريشة inhibition of Coleoptile Curvatures أى النمو المستقيم ، وتثبيط تخليق إنزيم ألفا - أميليز في خلايا - الأليرون aleurone cells ، وإسراع التساقط في طبقات الانفصال . acceleration of abscission in excised abscission zones

وعلى الرغم من أن العديد من الاختبارات الحيوية قد طُورت لاكتشاف حمض الأبيسيسيك ، ولكن يجب ألا نغفل على اختبار حيوى واحد بل على خليط من الاختبارات الحيوية للتحقق من مادة ما نشطة حيوياً . وتكون الاختبارات الحيوية مفيدة في تعقب أثر tracking هرموناً نباتياً جديداً يكون موجوداً في المستخلصات النباتية . وتكون الاختبارات الحيوية فعالة في الدلالة على وجود فئات المركبات مثل النشاط الدال على نوعيات من الأوكسينات والجبريلينات والسيروكينينات . وعلى أى حال فإن الاختبارات الحيوية معرضة للاختلافات والتغيرات وعدم التخصص وتأثير عوامل النمو الأخرى .

وأحد الملاحظ أو الخصائص المهمة لبعض نظم الاختبارات الحيوية الواسعة الاستخدام والتي طورت في الدراسات المبكرة للمواد الجديدة هى استخدام هذه الاختبارات الحيوية كأدوات لدراسة العمليات الفسيولوجية وميكانيكية فعل أو عمل الهرمونات النباتية الجديدة ، وهناك اختبارات حيوية منتخبة ومتخصصة ومحللة إحصائياً بالعديد من الباحثين تكون ذات فائدة عظيمة للغاية في تقييم فعل الهرمونات النباتية .

التشيل الحيوى لحمض الأبيسيسيك Biosynthesis of ABA

من الممكن أن نقول ببساطة أنه بما أن حمض الأبيسيسيك مركب سس كوترين sesquiterpene فهو يحتوى على ثلاث وحدات من أيزوبرين isoprene unite - والدلائل

التي تدل على أن حمض الأبسيسيك مثل الأيزوبرينويدات isoprenoids تشتق من حمض الميفالونيك mevalonic acid (67) ، ويجب أن نعلم أن مسلك حمض الميفالونيك mevalonic acid pathway ذو أهمية كبرى في تمثيل هرمونات نباتية أخرى ولقد ذكرنا سابقاً أهمية هذا المسلك في تخليق الجبريلينات والزيثين والستيوكينينات الأخرى بالإضافة إلى حمض الأبسيسيك (ABA) . وتبعاً لأبحاث ميلبورو Milborrow (66) وهو الذى اشترك في كثير من الأبحاث المبكرة والتي تتعلق بالتركيب الكيميائى لحمض الأبسيسيك والتي أظهرت أن تخليق حمض الأبسيسيك في أوراق نباتات الفاصوليا والزبدية avocado ربما تحدث بصفة أساسية في البلاستيدات الخضراء ، واقترح بعض الباحثين أن حمض الأبسيسيك ABA هو ناتج التحول الضوئى photoconversion للزانثوفيلات Xanthophylls وهنا يظهر بالتأكيد التشابه بين نوعين من المركبات وعلى وجه الخصوص بين الأصل الوسطى المباشر المُولد immediate precursor لكل من زانثوكسين Xanthoxin وحمض الأبسيسيك ، ولكن لا يوجد دليل يرفع مستوى هذه الأفكار فوق مستوى هذه التأملات في هذا الوقت .

إنتقال حمض الأبسيسيك Translocation of ABA

يحدث تخليق حمض الأبسيسيك بصفة غالبية في الأوراق المكتملة النمو ومن هناك ينتقل الحمض بسهولة إلى المناطق المختلفة عن طريق عنق الورقة ونسيج الساق ، ويصل معدل الانتقال والحركة لحمض الأبسيسيك على الأقل في نبات القطن إلى حوالى ٢٠ - ٣٠ مم/ساعة . وينتقل الحمض على الأرجح في اللحاء والخشب ، كما أن حمض الأبسيسيك ممكن أن ينتقل كذلك من قنسوة الجذر root cap حيث يؤثر على استجابة الانتحاء الأرضى (لاحظ القسم الخاص بالأوكسين والانتحاء الأرضى) . وكما سيناقدش فيما بعد فإن مستوى حمض الأبسيسيك في النبات يتحكم فيه ظروف الإجهاد أو التوتر Stress ومن الواضح أن هذه الظروف تتعلق ببعض النشاطات الفسيولوجية لحمض الأبسيسيك كهرمون نباتى . وبعض الاستجابات الفسيولوجية لحمض الأبسيسيك يمكن ذكرها في الآتى : الكمون (السكون dormancy) ، وتثبيط نمو البراعم وتكوين الأغصان inhibition of bud growth and shoot formation ، وإغمائية وإنبات البذور seed development and germination الانتحاء الأرضى geotropism ، وغلقت الثغور Stomatal Closing

السكون Dormancy

منذ بداية اكتشاف حمض الأيسيسيك كمسبب ومُشجع لكمون البراعم bud dormancy في الأشجار ، توجهت أبحاث عديدة لتوفير الأدلة لدعم الفكرة القائلة بأن حمض الأيسيسيك يعتبر هرمون الكمون النباتي dormancy phytohormone ، ولكن أظهرت غالبية الدراسات أن إضافة حمض الأيسيسيك لختلف أنواع الأشجار الخشبية لا يسبب أو يحفز الكمون (ارجع لمرجع 80) . كذلك لا توجد علاقة محددة بين التأقت الضوئي الحاث والدافع للكمون وبين زيادة مستوى حمض الأيسيسيك في النبات ، وهذا يعنى أن مستوى حمض الأيسيسيك لا يكون عالياً في النباتات التي تعرضت لفترة ضوئية مُحجّنة للكمون (النهار القصير) وذلك بالمقارنة بالنباتات التي عُرضت للنهار الطويل . وعلى ذلك فإن الأدلة المدعمة لدفع واستمرار كمون البذور والبراعم لم تكن حاسمة . وكما أوضح والتون Walton (122) في استعراضه لهذا الموضوع أنه من الصعب فهم دور حمض الأيسيسيك في عملية الكمون لأننا لم نفهم الأحداث البيوكيميائية المؤدية إلى حث أو دفع الكمون وإلى إزالته أو انعكاسه لذلك فإن دور حمض الأيسيسيك في الكمون ما زال إلى وقتنا هذا جدل وخلاف كبير .

تثبيط نمو البراعم وتكوين الأغصان

Inhibition of Bud growth and Shoot Formation

اقترح توكر Tucker (115, 116, 117) أن حمض الأيسيسيك يثبط نمو البراعم الجانبية في نباتات الطماطم . ولقد استعمل توكر Tucker أصناف من الطماطم تختلف في درجات السيادة القمية بها ، ولقد وجد أن الأصناف التي تتمتع بدرجة قوية من السيادة القمية قد احتوت على مستوى عالى من حمض الأيسيسيك ، كذلك فالنباتات التي تُثبّط نمو براعمها بالمعاملة بالأشعة الحمراء البعيدة far- red light قد احتوت أيضاً على مستويات عالية من حمض الأيسيسيك . وعلى النقيض من ذلك فإن الأصناف ذات السيادة القمية الضعيفة قد احتوت على مستويات منخفضة بدرجة واضحة من حمض الأيسيسيك الداخلى endogenous ABA .

كما وجد توكر Tucker أن النباتات التي تحتوى على مستويات عالية من حمض الأيسيسيك تحتوى أيضاً على مستويات عالية من النشاط الأوكسينى (IAA activity) . وتأسيساً على هذه النتائج فقد اقترح توكر Tucker (115, 116, 117) أن أندول حمض الخليك هو

المسؤول عن استمرار مستويات حمض الأبسيسيك مرتفعة بدرجة كافية لظهور السيادة القمية القوية ، والعكس يبدو صحيحاً بالنسبة لأصناف الطماطم الأخرى ، إلا أن العلاقة بين المستويات المرتفعة لأندول حمض الخليك IAA والمستويات المرتفعة لحمض الأبسيسيك في نباتات الطماطم ليست ظاهرة عامة *general phenomenon* ، بمعنى أن مستويات حمض الأبسيسيك لا تتغير دائماً عندما تنخفض مستويات إندول حمض الخليك ، ولا يمكننا القول الآن أن حمض الأبسيسيك يلعب دوراً عاماً أساسياً في ظاهرة السيادة القمية في جميع النباتات .

إنمائية وإنبات البذور Seed Development and Germination

أظهرت الأدلة أن حمض الأبسيسيك يبنى في الأجنة أثناء إنمائية البذور ، ويعتقد الباحثون أن زيادة مستوى حمض الأبسيسيك يكون بصفة أساسية نتيجة عملية التخليق من جديد *de novo synthesis* ، كما يمكن أن ينتقل حمض الأبسيسيك أو مولداته المنشئة له (precursors) من الأوراق إلى البذور ، حيث أظهرت تجارب الإضافة الخارجية لحمض الأبسيسيك المميز ذرياً (الموسوم) ^{14}C -ABA على الأوراق يمكن أن يكتشف بعد ذلك في البذور المتطورة إنمائياً *developing seeds* . وتبعاً لديور (21) في استعراضه عن تكوين البذور (seed formation) والذي أوضح أن (ABA) في المبيض المتطورة إنمائياً يُثبّط تكوين إنزيمات الإنبات في الجنين . لذلك فإنه يبدو أن الـ ABA يلعب دوراً أساسياً في إنمائية تطور البذور عن طريق تثبيط « إنباتية الأجنة على النبات » «vivipary» أى ظاهرة الإنبات المبكر للبذور قبل النضج أو قبل تحرر وانتشار البذور من الثمار .

الإضافة الخارجية للـ ABA يثبّط إنبات البذور حتى في وجود الجبريلينات والسيبتوكينينات والمعروفة بتشجيعها القوى للإنبات . واقترح بعض العلماء أن الـ ABA المضاف خارجياً للبذور المكتملة النمو (الناضجة) والغير كامنة *nondormant* ربما يثبّط إنباتها عن طريق كبح عملية تخليق الإنزيمات الخاصة بالإنبات والموجهة من الأحماض النووية . وفي الواقع فإن ديور Dure قد اقترح أن ABA يثبّط ترجمة translation حمض الريبونيوكليليك الرسول المتخصص (specific m-RNA) وعن هذا الطريق فإنه يعوق تخليق البروتين ، وهذه النظرية تحتاج إلى كمية كبيرة من التجارب حتى ولو كانت الدلائل المشابهة تفيد أن فعل أو عمل معظم الهرمونات النباتية الأخرى يتم عن طريق تفاعلها مع الأحماض النووية .

الانتحاء الأرضي Geotropism

تستجيب قنسوة الجذر إلى الضوء أو الجاذبية الأرضية^(١) عن طريق تخليق أو مراكمة مثبطات النمو (103, 28, 94, 16). ويعتقد العلماء حالياً أن المثبطات تنتج في الجزء السفلي من القنسوة كاستجابة للجاذبية ثم تنتقل في اتجاه قاعدة الجذر إلى منطقة الاستطالة حيث تثبط استطالة الخلايا في الجانب السفلي من الجذر، ويترتب على هذا النمو المتباين والمتفاوت (differential growth) في الجذر (بسبب زيادة تركيز المثبطات على الجانب السفلي) ظاهرة الانتحاء الأرضي geotropism. ولقد أظهر العلماء حديثاً وجود الـ ABA في قنسوات جذور الذرة (Zea mays). ويبدو أن بناء الـ ABA في قنسوة الجذر يحتاج إلى توفر الضوء والجاذبية. هذا وحمض الأبسيسيك المنتج في قنسوة جذور الذرة ينتقل في اتجاه القاعدة basipetally حيث ينبه ويسبب الاستجابة الموجبة للجاذبية (103).

ولسوء الحظ توجد متناقضات وعدم وضوح في نتائج التجارب الماضية، فنحن لا نستطيع أن نقرر بالتأكيد أن ABA هو المسئول عن الانتحاء الأرضي للجذور، فتوجد مثبطات أخرى غير محققة الهوية في قنسوات الجذور، ومن المحتمل أن تنتقل أيضاً في اتجاه القاعدة basipetally، هذا فضلاً عن أن حمض الأبسيسيك له تأثير مثبط قليل على المجموع الجذري. كما أن الفكرة الخاصة بأن الأوكسينات هي الوحيدة التي تتحكم في ظاهرة الانتحاء الأرضي geotropism تعتبر غير مناسبة لتوضيح هذه الظاهرة - ولا بد أن تكون هناك بعض المشاركة لحمض الأبسيسيك ABA أو مثبطات أخرى.

غلق الثغور Stomatal Closing

من أهم الأدوار المعروفة جيداً والمهمة لحمض الأبسيسيك هو دوره في غلق الثغور - وفعل حمض الأبسيسيك الأساسى على الخلايا الحارسة guard cells يبدو أنه تثبيط امتصاصها للبوليتاسيوم (الخلايا الحارسة) (96) وبعض المواد المعينة مثل التوكسين الفطرى فيوزيكوكسين Fusicoccin يتغلب على تأثير حمض الأبسيسيك عن طريق تشجيع امتصاص

(١) بالطبع فإن استجابة قنسوة الجذر للضوء استجابة سالبة أما استجابتها للجاذبية فهي بالطبع استجابة موجبة.

البوتاسيوم وتحرر البروتون . هذا ويبدو أن انسياب الذائبات solutes الأخرى يتأثر بحمض الأبسيسيك خلال عملية انغلاق الثغور - فمثلاً ينطلق حمض المالك مع البوتاسيوم من الخلايا الحارسة بمعدل أسرع وذلك في وجود حمض الأبسيسيك . وإحدى الأفكار التي تعلق تأثير حمض الأبسيسيك على فقد الخلايا الحارسة لامتلائها (turgidity) هو أن حمض الأبسيسيك يثبط تبادل H^+/K^+ ويشجع إرتشاح (تسرب) حمض المالك - هذا ونقص الذائبات النشطة أسموزياً بالطبع تجعل الخلايا الحارسة مرتخية flaccid ويحافظ على غلق فتحة الثغر . .

وأهمية أخرى لحمض المالك أنه ربما يشكل المصدر الأساسي للبروتونات اللازمة لعملية تبادل H^+/K^+ خلال فتح الثغور . ومن الواضح أنه إذا كان حمض الأبسيسيك يشجع ارتشاح (تسرب) حمض المالك ، فإن فقد مصدر البروتونات (أى حمض المالك) سيثجع عملية انغلاق الثغر . وعلى الرغم من أن CO_2 يبدو أنه يتفاعل مع حمض الأبسيسيك لتشجيع انغلاق الثغور ، لكننا لم نعرف أو ندرك بعد طبيعة هذا التفاعل حتى وقتنا هذا .

الإجهاد المائي وحمض الأبسيسيك Water Stress and ABA

يبدو أن حمض الأبسيسيك يلعب دوراً مهماً في النبات أثناء الإجهاد المائي وظروف الجفاف أو القحط drought conditions - ونحن نعرف أن ال ABA يشجع الانغلاق الثغري في العديد من النظم التجريبية (96, 97) . كذلك نحن نعرف أن حمض الأبسيسيك يتراكم في نباتات البيئة المتوسطة أو الوسطية mesophytes والتي تعاني لإجهاداً مائياً (أى تعاني من نقص الماء) ، وأن مستوى الحامض يقل عندما تصبح النباتات غير معرضة لهذا الإجهاد المائي لفترة طويلة . وتوجد حقيقة علمية تدل على أهمية حمض الأبسيسيك في النباتات التي تعاني من الإجهاد المائي وهي وجود الطفرة الذابلة Wilty mutant من نباتات الطماطم - ونباتات هذه الطفرة تبدو أنها تحتوي على مستوى منخفض جداً من حمض الأبسيسيك - وهذا المستوى لا يتغير إذا منع الماء . وميل هذه النباتات إلى أن تذبل wilt يقل بالإضافة الخارجية لحمض الأبسيسيك exogenous application ، ويعمل هذا الحامض مباشرة على الأجهرة الثغرية .

ومن الجدير بالذكر أن الدلائل التي توضح العامل أو العوامل التي تنبه وتشجع الزيادة في مستويات حمض الأبسيسيك أثناء الإجهاد المائي هي دلائل هزيلة وهمية - ولكن توجد بعض الملاحظات التي تدل على أن هناك نمط متوازي parallel fashion من ارتفاع

مستويات حمض الأبيسيك كلما زادت سلبية الجهود المائية water potential - ولم يعرف بالضبط المنبه الصحيح (الجهد الأسموزي ، جهد الضغط) وميكانيكية تراكم حمض الأبيسيك أثناء الإجهاد المائي .

وربما نسأل أنفسنا عن كيفية تنظيم مستويات حمض الأبيسيك في النباتات التي تعاني من الإجهاد أو التوتر (stress) والنباتات التي لا تعاني من ذلك - ولقد اقترح مانسفيلد وويلبورن ومويرا Mansfield, Welburn & Moreira (61, 62) وكذلك ميلبورو (68, 69) Milborrow إن حمض الأبيسيك ABA ينتج في البلاستيدات الخضراء ويظل في أوراق النباتات التي لا تعاني من الإجهاد أو التوتر - وعندما يصبح النبات تحت ظروف الإجهاد أو التوتر Stress فإن نفاذية أغشية البلاستيدات لحمض الأبيسيك تزداد وتسمح لهذا الهرمون أن يتحرك ويذهب إلى خلايا البشرة بما في ذلك الخلايا الحارسة - ثم يعمل بعد ذلك على غلق الثغور .

وفقد حمض الأبيسيك من البلاستيدات يشجع على التخليق البيولوجي الإضافي للهرمون ويستمر هذا التشجيع حتى يُسعف ويخفف الإجهاد المائي - وفي هذه الحالة تصبح أغشية البلاستيدات الخضراء غير منفذة لحمض الأبيسيك ويظل وجوده محدداً داخل البلاستيدات الخضراء - ويوقف بناء حمض الأبيسيك في النهاية على الأرجح عن طريق عملية تثبيط ناتج التفاعل النهائي end product inhibition وعلى الرغم من هذه الاعتبارات التي تمثل نظرية جيدة - إلا أن كل خطوة قائمة بذاتها لم يتحقق منها بصفة قطعية ، ويجب إنجاز قدر كبير من الأبحاث على أيض حمض الأبيسيك داخل وخارج البلاستيدات الخضراء . على الرغم من أن حمض الأبيسيك يلعب دوراً مهماً في حالات عديدة من الإجهاد المائي في النباتات ، وفي بعض الأحيان يشترك هذا الحمض جزئياً في ميكانيكية مقاومة الجفاف drought resistance ، وكما أشار والتون Walton (122) أن إيجاد سلالات نباتية تنتج مستويات عالية من حمض الأبيسيك ربما تكون ذات أهمية عظمى في تنمية المحاصيل في المناطق القاحلة من العالم - ويجب أن نفهم أن نشاط حمض الأبيسيك ليس الوسيلة الوحيدة التي تبديها النباتات في مقاومة الجفاف وبدون شك فإن النباتات تملك وسائل أخرى فعالة في مقاومة الجفاف

الأسئلة

- ٢٠ - ١ ناقش الظروف التي تخص اكتشاف وعزل : ٦ - فيورفيريل - أمينو - بيورين
6-furfurylamino purine . ما هو الاسم الشائع لهذه المادة ؟ وهل هي تتعلق
بالزيتين أو بالسنجامين syngamin ؟
- ٢٠ - ٢ ماذا يقوم به لبن جوز الهند كمادة مكملة ومضافة إلى مزارع أنسجة معينة ؟
- ٢٠ - ٣ أوصف الطرق الممكنة استخدامها لتقدير الأوكسينات والسيتوكينينات
والجبريلينات في مستخلص الأنسجة النباتية .
- ٢٠ - ٤ هل وجود السيتوكينينات يكون محددًا لبعض الأنواع النباتية المعنية ؟ وضح ؟
- ٢٠ - ٥ في أى مكان من النبات يمكن أن نجد المستويات العالية من السيتوكينينات ؟
- ٢٠ - ٦ لماذا تكون قواعد السيتوكينينات الحرة أكثر فعالية من الريبوسيدات ribosides أو
الجلوكوسيدات glucosides ؟
- ٢٠ - ٧ دون العديد من الاختبارات الحيوية الخاصة بالسيتوكينينات ، وما هو النشاط
الأساسي للسيتوكينينات التي يظهرها كل اختبار حيوى من هذه الاختبارات ؟
- ٢٠ - ٨ أوصف ثمانية من الاستجابات النباتية التي تتأثر بالسيتوكينينات .
- ٢٠ - ٩ أوصف العديد من الاستخدامات التجارية للسيتوكينينات ؟
- ٢٠ - ١٠ كيف يمكن أن تؤثر السيتوكينينات على تكوين البالوعات sinks (أى أماكن
الجلد) في النباتات ؟
- ٢٠ - ١١ وضح على الأقل خمسة أسباب تدعم الفكرة القائلة أن السيتوكينينات تعمل من
خلال تفاعلها أو فعلها مع الأحماض النووية .
- ٢٠ - ١٢ هل تؤثر السيتوكينينات على القوة الاختزالية للنباتات والتنفس ؟
- ٢٠ - ١٣ ما معنى الاصطلاحات التالية :
climateric - الأثيلين - إنبات هوائى - إنبات أرضى -
الحطاف العقيفى للسويقة الجنينية السفلى - قوس السويقة الجنينية العليا ؟
- ٢٠ - ١٤ ما هو دور الإثيلين في نمو البادرات وإنثاقها ؟
- ٢٠ - ١٥ هل يلعب حمض الأبسيسيك دوراً كبيراً في تساقط الأوراق في معظم النباتات ؟
وضح .
- ٢٠ - ١٦ ما هى العلاقة بين الإثيلين والتأثيرات المثبطة للأوكسين على نمو الساق والجذر ؟

- ٢٠ - ١٧ تتبع مسلك التخليق البيولوجي الحيوى لتكوين الأيثيلين من الميثونين فى النباتات - أين يعمل فى هذا المسلك كل من السيتركينيات ، التجريح ، الإنضاج ، الظروف اللاهوائية ؟
- ٢٠ - ١٨ اوصف الأبحاث المبكرة التى أدت إلى اكتشاف والتحقق النهائى من تركيب وهوية حمض الأبسيسيك ؟
- ٢٠ - ١٩ أذكر بعض الاستجابات المستخدمة فى الاختبارات الحيوية المستعملة للكشف عن حمض الأبسيسيك فى مستخلصات الأنسجة النباتية .
- ٢٠ - ٢٠ ما الذى تفعله المركبات التالية بصفة عامة : الست استبداليات الزيتين - حمض الجبريليك - حمض الأبسيسيك - والكاروتينويدات ؟
- ٢٠ - ٢١ اذكر أربع من الاشتراكات الهامة لحمض الأبسيسيك فى غزو النبات .
- ٢٠ - ٢٢ ما أهمية حمض الأبسيسيك فى الانتحاء الأرضى ؟
- ٢٠ - ٢٣ إشرح دور وأهمية حمض الأبسيسيك فى الإجهاد المائى .
- ٢٠ - ٢٤ لماذا تشجع ثمرة التفاح العطنة سرعة إنضاج باقى ثمار التفاح فى الصندوق ؟
- ٢٠ - ٢٥ وضح الميكانيكية المحتملة والتى لا بد أن تقود إلى تخليق حمض الأبسيسيك فى النباتات الموضوعه تحت تأثير الإجهاد المائى .

قراءات مقترحة

- Abeles, F.B. 1973. *Ethylene in Plant Biology*. New York: Academic Press.
- Adams, D.O., and S.F. Yang. 1979. Ethylene biosynthesis: identification of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 76:170-174.
- Audus, L.J. 1975. Geotropism in roots. In J.G. Torrey and D.T. Clarkson, eds., *The Development and Function of Roots*. New York: Academic Press.
- Burrows, W.J. 1975. Mechanism of action of cytokinins. *Current Adv. Plant Sci.* 7:837-847.
- Harrison, M.A., and D.C. Walton. 1975. Absciscic acid metabolism in water-stressed bean leaves. *Plant Physiol.* 56:250-254.
- Juniper, B.E. 1976. Geotropism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27:385-406.
- Leonard, N.J. 1974. Chemistry of the cytokinins. In V.C. Runeckles, E. Sondheimer, and D.C. Walton, eds., *The Chemistry and Biochemistry of Plant Hormones*, vol. 7. *Recent Advances in Phytochemistry*. New York: Academic Press.
- Lieberman, M. 1979. Biosynthesis and action of ethylene. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:533-591.
- Pilet, P.E. 1977. Growth inhibitors in growing and geostimulated maize roots. In P.E. Pilet, ed., *Plant Growth Regulation*. New York: Springer-Verlag.
- Thomas, H., and J.L. Stoddart. 1980. Leaf senescence. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:83-111.
- Walton, D.C. 1980. Biochemistry and physiology of absciscic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:453-489.



التأق الضوئى والفيوكروم^(١)

Photoperiodism and Phytochrome



(٢)
زهرة بنت القنصل (Poinsettia (Euphorbia pulcherrima) - مهده من :

W.R. Fortney, The Pennsylvania State University.

(١) الفيوكروم كلمة من مقطعين وهى تعنى الصبغ النباتى وسوف نستمر فى كتابتها الفيوكروم لما لهذه الكلمة من شيوخ عربيا .

(٢) نبات من عائلة بنت القنصل Euphorbiaceae (وكلمة euphor-bia) ما هى إلا اسم كلاسيكى قديم (وكلمة pulcherrima) تعنى الجميلة الجذابة جداً .



لابد أن نعلم أن الضوء يتحكم في نمو وإثمارية النبات ، وهذه من الملاحظات البديهية ، حيث يمكننا أن نوضح بسهولة عدم قدرة النبات على النمو في الظلام ، وهذه حقيقة تدل بما لا يدع مجالاً للشك أن الضوء أساسى للإثمارية أو للتركيب التشكلى للنبات morphogenesis . ومن المدهش حقاً أن حقيقة ضرورة الضوء للتركيب التشكلى للنبات لم تسجل إلا عام ١٧٧٩ عندما أثبت Ingenhousz أهمية الضوء في التمثيل الضوئى . منذ ذلك التاريخ والتقدم بطيء وثابت في التعرف على أن العديد من عمليات التحكم الضوئى Light-controlled Processes تنظم الشكل التركيبى للنبات . واليوم فإن التركيب التشكلى الضوئى photomorphogenesis ماهو إلا إصطلاح دارج في المؤلفات العلمية .

لابد للنبات من إمتصاص الضوء قبل الإستجابة لهذا الضوء كما أنه لابد من وجود نوعية معينة من المركبات «عادة صبغة» داخل النبات مستقبلة لإمتصاص الموجة «أو الموجات» الضوئية المسؤولة عن هذه الإستجابة وفي العديد من الحالات فإن إمتصاص الضوء بواسطة المستقبل يسبب تنشيط هذا المستقبل ، والذي ينشأ عنها سلسلة تتابعية من التفاعلات الكيميائية التى تقود في النهاية إلى الإستجابة العامة للنبات ، وتعرف هذه المتتابعات جميعها «بالعملية الضوء حيوية» Photobiological Process وقد درس العلماء العديد من العمليات الضوء حيوية التى تحدث في النبات ، وفي العديد من الحالات قد عزلوا ووصفوا كل مكون من مكونات هذه العمليات . ومن بين العمليات الضوء حيوية التى درست بالتفصيل التمثيل الضوئى - تمثيل الكلوروفيل - الإنبعاث الضوئى - التأكسد الضوئى - الإنسباط الورقى Leaf expansion - تثبيط إستطالة الساق - التزهير - التأقت الضوئى .

« التأقت الضوئى » اصطلاح عام ليس له تعريف دقيق . وقد عرفناه على وجه العموم بأنه إستجابة النبات للعلاقة النسبية لفترات طول الضوء والظلام المتعاقبة . وعلى الرغم من ذلك يمكننا تحوير هذا التعريف بطرق شتى . على سبيل المثال مدة فترة التعرض للإظلام أكثر أهمية في الإستجابة عن مدة فترة التعرض للضوء ، شدة ونوعية الضوء يمكنها تحوير صورة وقدرة هذه الإستجابة ، الكمية الكلية المستقبلة من الضوء لها تأثير مؤثر على هذه الإستجابة . كذلك مدة التعرض التتابعية «الضوء والظلام» لها أهميتها العظمى في إبتداء الإستجابة للفترة الضوئية ، وهذه من الأمور المسلم بها الآن . على ضوء ماتقدم أى إستجابة للنبات لفترة تعرض وتعاقب كل من الضوء والظلام ربما تسمى الإستجابة للفترة الضوئية Photoperiodic response .

تستجيب النباتات لفترات التعاقب [الضوء والظلام] بطرق مختلفة ، فالزهير والفو الخضرى وإستطالة السلايمات وإنبات البلور وتساقط الأوراق ماهى إلا أمثلة عن إستجابة النباتات للفترة الضوئية « بمعناها الشامل من تعاقب فترة الضوء مع فترة الإظلام » . ولما كان الزهير هو أول مظاهر الإستجابة للفترة الضوئية إكتشافاً وواحد من أكثر المظاهر التى أجرى عليها دراسات مكثفة ، لذلك فإن تناولنا بالشرح للتأقت الضوئى سيكون بإسهاب وتحليل لهذه الظاهرة ألا وهى الزهير .

التزهير Flowering

بالرغم من أن التأثير التحكمى للفترة الضوئية على الزهير قد لوحظ قبل القرن العشرين ، إلا أنه أول الملاحظات التجريبية الجيدة التى أكدت هذه المعلومة قد تمت خلال الأعوام الأولى من هذا القرن . فقد حاول تورنيوز (48) Tournois عام ١٩١٢ أن يشرح كيف أن القنب Hemp يزهر بشدة لو أنه زرع مبكراً فى الربيع ولكنه يظل فى الطور الخضرى لو أنه زرع فى آخر الربيع أو الصيف . وقد لاحظ تورنيوز أنه لو عرض القنب لفترة إضاءة قصيرة (ست ساعات) فإن القنب يزهر ، أما إذا تعرض لفترة إضاءة طويلة نسبياً فإنه سيظل فى حالة خضرية تماماً «أى لا يزهر» .

أجرى كليس (28) Klebs دراسة عن طبيعة زهير السميرفيم Sempervivum عام ١٩١٣ وقد لاحظ أن التزهير يمكن أن يحفز بالإضاءة الصناعية فى منتصف الشتاء تحت ظروف الصوبة بالرغم من أن الوقت الطبيعى لتزهير هذا النبات هو شهر يونيو . وقد إستخلص كليس من هذه النتائج أن زهير هذا النبات يحكم بواسطة طول فترة الإضاءة وهذا الضوء يعمل كعامل مساعد .

فى عام ١٩٢٠ ظهر أول تفسير واضح لتأثير التأقت الضوئى على التزهير بواسطة العالمين جارنر وألرد Garner and Allard (15) فقد لاحظوا أولاً أن زهير نبات فول الصويا صنف بيلوكسى Biloxi soybean (glycine max) يتم خلال شهرى سبتمبر وأكتوبر حتى ولو امتدت زراعته لأكثر من ثلاث أشهر فى مايو أو يونيو أو أغسطس (انظر جدول ٢١ - ١) . فقد لاحظوا أن الفرق بين ميعادى الزراعة لشهرى مايو ويونيو والذي يقدر بتسعة وخمسون يوماً يقابله فقط إختلاف يقدر بأحدى عشر يوماً

(١) من نباتات المناطق الجافة من عائلة Crassulaceae قد يعرف باسم الرطريط عربياً وكلمة (Sembervivum) كلمة لاتينية تعنى الحى إلى الأبد live forever لذلك فقد يعرف عربياً أيضاً (خطأ) باسم الحى علم .

لتفتح أول زهرة (15) . عدد الأيام من الإنبات حتى التزهير والطول النهائي للنبات تتناقص باستمرار الموسم . وعلى ضوء ذلك فيمكن الإستدلال من تلك البيانات لفول الصويا على وجود ميكانيكية للتوقيت الموسمي Seasonal timing mechanism لهذا النبات .

جدول ٢١ - ١ تأثير تاريخ الإنبات على نمو وتزهير يلوكنسى فول الصويا . مصدرها بيانات W.W.Garner and

H.A.Allard. 1920.Effect of length of day on plant growth.J.Agr.Res.18:553.

عدد الأيام حتى التزهير	أقصى طول ، بالوصلة ،	تاريخ تفتح أول زهرة	تاريخ الإنبات
125	52	September 4	May 2
94	52	September 4	June 2
92	48	September 11	June 16
77	48	September 15	June 30
69	44	September 22	July 15
58	28	September 29	August 2
61	20	October 16	August 16

وقد استخدمنا نبات تجريبي آخر هو «طفرة الورقة الكبيرة للدخان» والمعروفة بنموها الخضري الغزير وطبيعة التزهير المتميزة وهما صفتان مختلفتان جوهرياً عن نباتات الدخان العادية . تلك الطفرة المسماة «مارى لاند ماموس» «Maryland Mammoth» «أى طفرة ماريلاند الضخمة» ، لاتزهر في الحقل خلال أشهر الصيف ذى الفترة الضوئية الطويلة «اليوم الطويل» في بلتسفيل ، بماريلا ند . ومع ذلك عند إتمام هذه الطفرة في الصوبة تحت ظروف فترة إضاءة أقصر نسبياً شتاءً فإنها تزهر بغزارة في منتصف شهر ديسمبر . في السنة التالية زرع المحربان بذور الطفرة والنباتات العادية «للمقارنة» فأظهرت تلك النباتات نفس السلوك السابق الإشارة إليه عند إعادة التجربة ، حيث ظلت الطفرة في حالة خضرية في الحقل أشهر الصيف ، ولكنها أزهرت عند وضعها في الصوبة خلال الشتاء تحت ظروف اليوم القصير نسبياً لشهر ديسمبر «يقع أقصر النهار طولاً خلال شهر ديسمبر في نصف الكرة الشمالي» .

بعد ذلك أخضع المجرهان نباتات طفرة الدخان هذه لظروف نهار قصير خلال الصيف بوضعها في الظلام بعد تعريضها لفترة نهار مساوية ليوم الشتاء فقد أزهرت تلك النباتات خلال الصيف . بعد إستبعاد تلك العوامل البيئية الأخرى مثل درجات الحرارة والتغذية وشدة الإضاءة وهكذا توصل كل من جارنر وآلارد أن طول النهار « اليوم » يتحكم في التزهير . وقد أيد هذا الإستنتاج بالحقيقة التي ظهرت من أن نباتات هذه الطفرة تظل في حالة خضرية خلال أشهر الشتاء بإطالة طول اليوم بواسطة الإضاءة الصناعية ، وقد أطلق هذان العالمان « جارنر وآلارد » على إستجابة طفرة الدخان المسماة ماريلاندا ماموث إلى طول اليوم بظاهرة التأقت الضوئي Photoperiodism (أنظر شكل ٢١ - ١)



شكل ٢١ - ١ نباتات الدخان ماريلاندا ماموث أول النباتات التي ظهرت فيها ظاهرة التأقت الضوئي . على اليسار نبات في صوبة غير مضاءة «أيام قصيرة» ، وعلى اليمين نبات نامى في صوبة مضاءة كهربياً «أيام طويلة» .

مصطلحات Terminology

نتيجة لنتائج جارنر وآلارد فقد أطلقا مصطلحات أساسية لشرح إستجابة التزهير للفترة الضوئية ، فسمياً طفرة الدخان ماريلاندا ماموث « نبات النهار القصير 'Short-day Plant' » وذلك لسلوكها التزهيرى فقط تحت ظروف اليوم القصير . وتختلف النباتات إختلافاً بيناً في إستجابتها لطول اليوم . ففى بعض النباتات يستحث التزهير إذا طالت فترة الإضاءة اليومية . كما أن نباتات أخرى لا تُظهر أى إستجابة

وتزهر تحت ظروف اليوم الطويل والقصير أيضاً . ويظل البعض الآخر مُستجيباً بعض الشيء بين فترة اليوم القصير والطويل . والتعريف هنا مبني على دورة تعاقب الليل والنهار خلال ٢٤ ساعة .

نباتات النهار^(١) القصير الزهرية Short-day flowering plants : تزهر هذه النباتات عندما يصل طول النهار إلى أقل من فترة حرجة معينة وتظل تلك النباتات في الحالة الخضرية « أى لاتزهر » إذا ما تعرضت لطول نهار أكبر من تلك الفترة الحرجة . ويختلف طول تلك الفترة المسماة بطول النهار الحرج «Critical day Length» باختلاف الأنواع النباتية . ومن أمثلة نباتات النهار القصير الزهرية الدخان (Nicotiana tobacum) Maryland Mammoth والشبيط (cocklebur) (Xanthium pennsylvanicum) ، وفول الصويا (Glycine max Bilox Soybean) .

نباتات النهار الطويل الزهرية Long-day flowering plants : تزهر تلك النباتات بعد تعرضها لطول فترة نهار أطول من فترة حرجة . ويختلف طول تلك الفترة الحرجة من طول النهار من نوع نباتي إلى آخر . ومن أمثلة نباتات النهار الطويل الزهرية السبانخ (Spinacea oleracea Spinach)^(٢) ، وبنجر السكر (Beta vulgaris) ، والسكران الأسود « الهنيان »^(٣) (Hyoscyamus niger) black henbane .

النباتات الزهرية المحايدة لطول النهار Day-neutral flowering plants : تزهر تلك النباتات بعد فترة نمو خضرى بصرف النظر عن طول الفترة الضوئية أى غير متأثرة بطول فترة ضوئية معينة . ومن أمثلة تلك النباتات الطماطم (Lycopersicum esculentum) tomato وشب الليل (Mirabilis (Four-O'clock)^(٢) وأصناف معينة من البسلة (Pisum sativum) Peas .

ومن الجدير بالذكر أنه من النادر نسبياً أن بعض النباتات تحتاج إلى فترة إضاءة طويلة ويعقبها فترة قصيرة لكي تزهر كما يوجد القليل من النباتات أيضاً والتي تحتاج إلى التعرض

(١) المقصود بكلمة day هذه هو النهار وليس اليوم المكون من ٢٤ ساعة لذلك وجب التنويه .

(٢) يكتب اسم الجنس spinacia L. وليس كما ورد في النسخة الانجليزية spinacea وهذه الكلمة لاتينية تعنى الشوكية نسبة إلى الثمرة الشوكية الملمس أما كلمة oleracea فهي تعنى العشب الذى يُطهى .

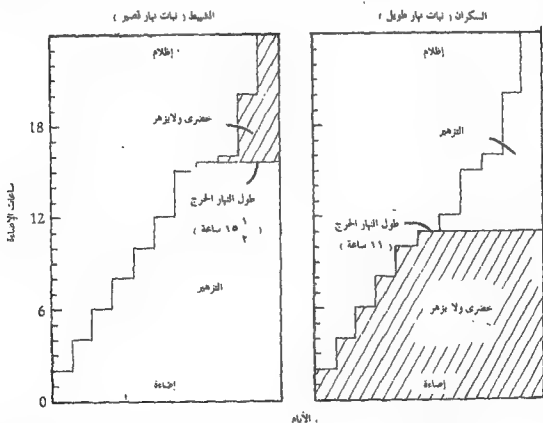
(٣) من نباتات العائلة الباذنجانية السامة ولها استخدامات طبية وينمو في بعض الصحارى العربية بأنواع مختلفة .

(٤) قد يكتب اسم الجنس Lycoper-sicon وهي كلمة لاتينية تعنى خوخ الذئب ، ربما نظراً لوجود بعض السمية - أما كلمة esculentum فهي تعنى المأكولة edible .

(٥) يتبع هذا النبات « نباتات عائلة الساعة الرابعة Nyctaginaceae "Four- o'clock" وكلمة Mirabilis كلمة لاتينية تعنى البديع wonderful .

لفترة إضاءة قصيرة أولاً ويعقبها فترة إضاءة طويلة لكي تزهر . مثل تلك النباتات التي تحتاج إلى تعاقب نهار طويل ثم قصير أو تعاقب نهار قصير ثم طويل لكي تزهر ، لا تزهر إذا حفظت تحت ظروف فترة إضاءة قصيرة أو طويلة فقط ولا بد لها لكي تزهر أن تتعرض للتعاقيب معاً .

لا بد أن ننوه هنا إلى أن التقسيم السابق شرحه مبنى على أساس إمكان تزهير النباتات من عدمه عند تعرضها إلى فترة إضاءة أكبر من أو أقل من « طول فترة إضاءة حرجة » . ولا يعنى ذلك التقسيم أن جميع نباتات النهار القصير تزهر تحت فترة إضاءة أقل من فترة ضوئية تشجع تزهير نباتات النهار الطويل . ولشرح هذه النقطة سوف نضرب هذا المثال بمقارنة نبات النهار القصير « الشبيط » مع نبات النهار الطويل « السكران » . فطول الإضاءة الحرجة للشبيط هو $15\frac{1}{4}$ ساعة ويزهر إذا تعرض لفترة إضاءة أقل من تلك الفترة الحرجة ، أما السكران « فطول فترة الإضاءة الحرجة » هو ١١ ساعة وهو من نباتات النهار الطويل كما ذكرنا ويزهر عندما يتعرض لفترة إضاءة أعلى من تلك الفترة الحرجة . ومغذى هذه النقطة أن كل من الشبيط « نبات نهار قصير » والسكران « نبات نهار طويل » سوف يزهران معاً لو تعرضا لفترة إضاءة مقدارها « ١٣ ساعة » . والعامل المحدد ليس في عدد الساعات التي يتعرض لها لفترة الإضاءة ولكن متى يزهر

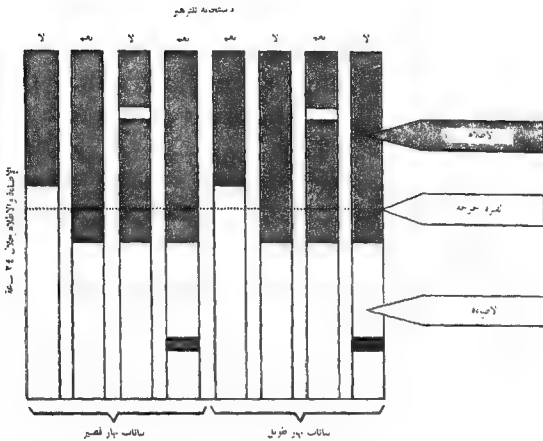


شكل ٢١ - ٢ العلاقة بين نبات نهار قصير ونبات نهار طويل إلى طول النهار الحرج . كلا النباتين ينموان جنباً إلى جنب عند ١٣ ساعة من الإضاءة يومياً ويزهران والعامل المحدد هو طول فترة النهار الحرجة .

أهمية فترة الظلام Importance of Dark Period

يتعاقب على النباتات دائرياً كل من الضوء والإظلام تحت الظروف الطبيعية خلال الأربع والعشرين ساعة . وقد إستخدم الباحثون الأوائل في دراساتهم عن التأقت الضوئي هذا التعاقب الدائري الطبيعي للأربع والعشرين ساعة أى أنهم غيروا صناعياً طول كل من فترة الإضاءة والإظلام لهذا التعاقب الطبيعي . ثم مالبت أن وجد الباحثون أن بإمكانهم إحداث تغيير في القيمة الكلية لهذا التعاقب صناعياً ، فعلى سبيل المثال إتباع تعاقب مقداره ٨ ساعات فترة إضاءة يليه ٨ ساعات فترة إظلام أى أنهم غيروا من القيمة الكلية للتعاقب الطبيعي وهو ٢٤ ساعة إلى تعاقب دائري صناعي مقداره الكلي ست عشرة ساعة (٨ + ٨) ، أو إستخدام تعاقب صناعي مقداره ١٦ ساعة إضاءة يعقبه دائرياً ١٦ ساعة إظلام ويكون المقدار الكلي لهذا التعاقب الدائري الصناعي ٣٢ ساعة « ١٦ + ١٦ » . عند وضع وتعريض نباتات النهار الطويل والقصير الزهرية إلى تعاقب دائري خلاف التعاقب الطبيعي قد أثبت بما لا يدع مجالاً للشك أن التزهير في كل من نباتات النهار القصير والطويل تتأثر استجابيته لطول فترة الإظلام عن تلك لفترة الإضاءة . وبمعنى آخر وعلى ضوء ماتقدم فإن نباتات النهار القصير تزهر بعد تعرضها لفترة إظلام أكبر من فترة حرجة ، أما نباتات النهار الطويل فإنها تزهر بعد تعرضها لفترة إظلام أقل من فترة حرجة . على سبيل المثال فقد لاحظ الباحثون بعد الأبحاث الأولى لجانر وآلارد أن النبات لايزهر بالرغم من تعرضه للدورة الضوئية الإستثنائية الصحيحة بكسر فترة إظلامه المستمرة بواسطة فترة ضوئية قصيرة (أو الكسر بالضوء) (أنظر شكل ٢١ - ٣) . بينما كسر فترة الإضاءة بفترة إظلام قصيرة فلها تأثير ضئيل جداً (١٧) . مثل هذه النتائج تبين أن التزهير يكون أكثر إستجابة لفترة الإظلام المتصلة عن فترة الإضاءة المتصلة « دون أى كسر في إستمرارية الطول الكلي لفترة الإظلام » .

وقد أعطت نتائج هامر (16) Hamner تأكيدات أكثر إلى حقيقة أن فترة الظلام هي الجزء الحرج للبورة تعاقب الضوء والظلام . فقد وجد (هامر) بإستخدام بيلوكسي فول الصويا أن التزهير لا يمكن إستحثائه ما لم تستقبل النباتات فترة إظلام أكثر من عشرة ساعات متصلة . والآن فقد عرفنا أن طول فترة الإظلام أكثر أهمية لتشجيع التزهير إلا أن فترة الإضاءة لها تأثير كمي على التزهير .



شكل ٢١ - ٣ أهمية فترة الظلام على التزهير في نباتات النهار القصير ونباتات النهار الطويل .

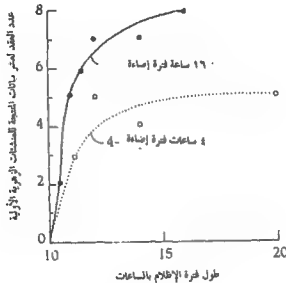
أهمية فترة الإضاءة Important of Photoperiod

بينما طول فترة الظلام تحدد إنشائية المنشآت الزهرية الأولية initiation of floral primordia ، إلا أن طول الفترة الضوئية يؤثر في عدد تلك المنشآت الأولية المنشأة (16) . الإستجابية المثل لبيلو كسى فول الصويا وجدت في تعاقب ضوئى يحتوى على ١٦ ساعة من الإظلام يعقبها ١١ ساعة فترة ضوئية « المجموع الدائرى التعاقبى في هذه الحالة يساوى ٢٧ ساعة وهى بالطبع تعاقب دائرى غير طبيعى » - « أنظر شكل ٢١ - ٤ » . وتعريض تلك النباتات لفترة ضوئية أكثر من ١١ ساعة إضاءة ينتج عنه عدد أقل من المنشآت الزهرية الأولية المتكشفة .

وكما هو واضح من شكل ٢١ - ٥ توجد إستجابية كمية لطول الفترة الضوئية فلا بد أن نأخذ في الإعتبار ولا بد أن نسائل هل شدة الإضاءة لها تأثير على عدد تلك المنشآت الزهرية الأولية المتكشفة؟ وإجابة هذا السؤال غاية في التعقيد . فقد يكون لشدة الإضاءة

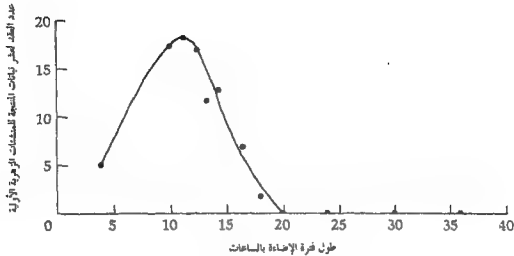
تأثير غير مباشر مثل التحكم في كمية السكريات المناسبة إلى المناطق المرستيمية والقدرة على تكوين المنشئات الزهرية الأولية . قد نجح تاكيموتو (45) Takimoto جزئياً في الحصول على أزهار في الظلام بإمداد النباتات بمحاليل سكرية . بالإضافة إلى ذلك فإن تأثير فترة الإضاءة يقل في غياب CO_2 (49) . من ذلك يتضح أن التأثير المشجع للإمداد الخارجى بالسكر و CO_2 يدل بالتحديد أن المركبات التي تنتج في عملية التمثيل الضوئى لها بعض التأثير على قابلية النبات للترهيب . بالإضافة إلى التأثير الغير مباشر خلال التمثيل الضوئى ، فشدة الإضاءة لابد أن تكون ذات أهمية مباشرة في تخليق بعض العوامل أو الهرمون الأساسى واللازم لتكوين الأزهار .

درس هامنر (16) Hamner التأثير الكمي للفترة الضوئية وشدة الإضاءة على المنشئات الزهرية الأولية لبيلوكسى فول الصويا على التعاقب الضوئى الدائرى المحث «Photoinductive Cycle» . فقد وجد أنه في شدة إضاءة أقل من ١٠٠ شمعة/قدم لا تنتج أزهار . وأن زيادة شدة الإضاءة تسبب زيادة في عدد الأزهار المنتجة (أنظر شكل ٢١ - ٦) . ومن استخدام فترتى الإضاءة في التجربة المشروحة في شكل ٢١ - ٦ ، فإننا نرى أنه بإطالة فترة الإضاءة ينتج عدد أكبر من الأزهار .



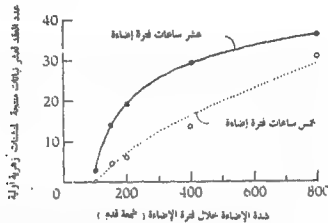
شكل ٢١ - ٤ العلاقة بين طول فترة الإضاءة وإنشائية المنشآت الزهرية الأولية في بيلوكسى فول الصويا . أعيد

طبعها عن :



شكل ٢١ - ٥ العلاقة بين طول فترة الإضاءة وإنشائية المنشئات الزهرية الأولية لـ *أريلوكسى فول الصويا* . فترة الظلام في جميع المعاملات ١٦ ساعة . أعيد طبعها عن :

Botanical Gazette 101 : 658 by K.C. Hamner by Permission of The University of Chicago Press. Copyright 1940 The University of Chicago Press.



شكل ٢١ - ٦ التأثير الكمي لفترة الإضاءة وشدة الإضاءة على إنشائية الأزهار لـ *أريلوكسى فول الصويا* بالتعاقب الضوئي الدائري الخث . لا تنتج أزهار مع شدة إضاءة أقل من ١٠٠ شمعة قدم ، وإنتاج أزهار أكثر بزيادة طول الفترة الضوئية . أعيد طبعها عن :

Botanical Gazette 101 : 658 by K.C. Hamner by Permission of The University of Chicago Press. Copyright 1940 The University of Chicago Press.

الدورات التعاقبية الضوء محثة Photoinductive Cycles

كان إهتمام الباحثين الأوائل الدارسين للعلاقة بين التأقت الضوئي والتزهير ينصب أكثر على دراسة عدد وصفات الأزهار الناتجة عن دراسة الوقت اللازم للنبتات لكي

يتعرض إلى عدد من الدورات التعاقبية الضوء محثة للإزهار لكي تتكشف المنشآت الزهرية . ومع ذلك فعدد الدورات اللازمة لتشجيع التزهير يختلف بشدة بين مختلف الأنواع النباتية ، فعلى سبيل المثال يحتاج الشبيط إلى دورة تعاقبية ضوء محثة واحدة فقط لكي تتكون المنشآت الزهرية . وعلى النقيض فإن السلفيا (*Salvia occidentalis*) (نبات نهار قصير) تحتاج على الأقل إلى ١٧ دورة ضوء محثة لكي تزهو (49) ، أما البلاتاجو (*Plantago lanceolata*) « نبات نهار طويل » يحتاج إلى التعرض لخمسة وعشرين دورة تعاقبية ضوء محثة للإستجابة القصوى تزهيراً (21) .

ولابد أن نذكر أن تكوين الأزهار بواسطة النبات مرتبط بالتأقت الضوئي . فمجرد أن يستقبل النبات الحد الأدنى من عدد الدورات التعاقبية الضوء محثة فسوف يزهر حتى ولو أعيد بعد ذلك إلى دورات تعاقبية غير محثة *noninductive cycles* .

وبلاحظ الإستحثاث الجزئي في نباتات النهار القصير . على سبيل المثال يحتاج نبات البلسم (*Impatiens balsamina*) ذو النهار القصير إلى ثلاث دورات ضوء إستحثاثية لإنشاء البراعم الزهرية ، ومع ذلك لكي تتكون الأزهار من تلك البراعم الزهرية فهو يحتاج إلى أكثر من ثمانى دورات ضوء إستحثاثية (29) .

وربما نحصل أيضاً على إستحثاث جزئي في نباتات النهار الطويل ، فنبات البلاتاجو يحتاج إلى خمسة وعشرين دورة ضوء إستحثاثية لتكوين ١٠٠٪ نورات ، ولو أعطى النبات عشرة دورات ضوء إستحثاثية فقط ثم وضع تحت تأثير دورات غير إستحثاثية فإنه لايزهر ، ومع ذلك لو أعقب هذه الدورات غير الإستحثاثية إلى دورات إستحثاثية فإنه يحتاج إلى خمس عشرة دورة إستحثاثية فقط لكي ينتج ١٠٠٪ من النورات (21) . تكوين المنشآت الزهرية الأولية على النبات المائي المسمى بعدس الماء (*Lemna gibba*) (duckweed) يحتاج على الأقل إلى يوم واحد طويل ، إلا أنه يحتاج على الأقل إلى ست أيام طويلة لإنتاج أزهار ناضجة - يظهر أن الأيام الطويلة لازمة للمراحل المبكرة لإنمائية الأزهار في هذا النبات (11) .

والخلاصة الوحيدة من تلك المناقشة تدل على أن بعض العوامل تدخل في إستجابة النبات للتزهير وتتراكم خلال الدورة الإستحثاثية ففي بعض النباتات « على سبيل المثال الشبيط » كمية كافية تتراكم بعد دورة واحدة فقط وتؤدي إلى تشجيع التزهير . أما النباتات الأخرى فهي تحتاج إلى أكثر من دورة إستحثاثية لكي يتراكم بها كمية كافية من عامل التزهير لكي تزهو . في نباتات النهار الطويل لا يظهر تأثير تعديل للدورة غير الإستحثاثية على

التعرض السابق للدورة الإستحثاثية التى سبق للنبات أن تعرض لها ، إلا أنه فى حالة نباتات النهار القصير فيظهر أن الدورة غير الإستحثاثية لها تأثير تثبيطى على الدورات الإستحثاثية التى سبق أن تعرض النبات لها . حيث سجل شواب (41) Schwabe هذا التأثير التثبيطى فى العديد من نباتات النهار القصير بالتبادل بين دورات محثة ويعقبها أخرى غير محثة وقد استنتج من تلك الدراسة أن الدورة غير المحثة تثبط تأثير الدورة الذى سبق أن تعرض لها النبات .

الإدراك الحسى للفترة الضوئية المحفزة Perception of Photoperiodic Stimulus

تناولت الأبحاث المبكرة على التأقت الضوئى دراسة أى الأجزاء النباتية المستقبلية للفترة الضوئية المحفزة ، وقد كانت الأوراق والبراعم هى أكثر الأجزاء التى نالت معظم الإهتمام فى هذا الشأن (بالطبع) .

أوضح نوت (29) Knott فى عام ١٩٣٤ أن الأوراق فى السبانخ (من نباتات النهار الطويل) هى المستقبل للتأثير المحفز للفترة الضوئية . وقد أضاف إلى ذلك إفتراضه أن شيئاً ما ينتج فى الأوراق إستجابياً للتعرض للدورة الضوئية الإستحثاثية ثم حينئذ ينتقل إلى القمة الطرفية مسبباً نشأة المنشئات الزهرية الأولية . ويظهر أن الأوراق هى الأعضاء المدركة للتأقت الضوئى المحث للتزهير . لوحظ فى كثير من الحالات أن النبات يزهر حتى ولوعرضت ورقة واحدة فقط منه للدورة الضوئية المحثة بينما كل الأوراق الأخرى من النبات تتعرض للدورة الغير محثة ، وتكون هذه الورقة كافية لإحداث هذا التأثير ، فعلى سبيل المثال ، لو أن ورقة فردية واحدة من نبات الشبيط عرضت لفترة إضاءة قصيرة بينما الأجزاء الأخرى من النبات عرضت لفترة إضاءة طويلة فإن الأزهار تتكون (17,33) .

وقد لاحظ الباحثون أن تطعيم أوراق محثة ضوئياً من نبات إلى نبات آخر غير محث ضوئياً فإن هذا التطعيم يسبب تزهير النباتات المستقبلية لتلك الأوراق (18,35) . فقد قام الباحثون بنزع أوراق النباتات المستقبلية قبل عملية التطعيم وذلك لإزالة أى تأثير للأوراق الغير محثة .

يظهر أنه لا بد من وجود الحد الأدنى من الأنسجة الورقية لإحداث التزهير تلك الأنسجة ضرورية لإستقبال الفترة الضوئية المحثة (1,25) . الطور الإنمائى للورقة مهم أيضاً للحساسية للفترة الضوئية المحثة ، فعلى سبيل المثال النضج الجزئى لأوراق الشبيط يجعله أقل حساسية بكثير للفترة الضوئية المحثة (27) .

ومن المدهش حقاً أن الأوراق الناضجة تماماً تبدو أنها قادرة على تعادل التأثير المشجع للتهجير الناشئ عن التعرض لفترة التعرض المحفزة ، فلو طعمت ورقة أو فرع محث ضوئياً فالأوراق الناضجة على النبات المستقبل تضاد التقدم نحو الإستجابة التزهيرية وإزالة تلك الأوراق الناضجة من النبات المستقبل يوقف هذا التضاد .

نوعية الضوء والتأقت الضوئي Light Quality and Photoperiodism

لا بد للضوء أن يمتص حتى يحدث تأثيره . عملياً كانت جميع الأنماث المبكرة على التأقت الضوئي تعنى بتأثير الضوء الأبيض على التهجير - أى التأثير المركب لجميع الأطوال الموجية للطيف المرئى . لذلك فقد أصبح من المألوف عملياً في أبحاث التفاعلات الضوئية الحيوية إيجاد الطول موجيات التي لها التأثير الأكبر على تلك التفاعلات ، وبمعنى آخر إبراز الفعل الطيفي (action spectrum) على العملية . وفي هذا الخصوص يمكن للعلماء مقارنة الطيف الممتص لمركبات معروفة في النبات مع الفعل الطيفي للعمليات الضوء بيولوجية تحت البحث . فلو أن الطيف الممتص لمركب نباتي مستخلص متشابه تماماً مع الفعل الطيفي لهذه العملية فهذا يعنى بالتأكيد القوى على إشتراك هذا المركب في تلك العملية . ومن المنطق أن المستقبل الضوئي ينشئ تلك العملية الحيوية .

وقد لاحظنا عمل مماثل لهذا النوع عند دراستنا للتمثيل الضوئي وتحلل الأوكسين فقد لاحظنا في التمثيل الضوئي أن الطول موجيات الأكثر تأثيراً قد وجدت في المنطقة الزرقاء والحمراء من الطيف المرئى . ويمتص الكلوروفيل في تلك المنطقتين معظم تلك الموجات . وقد عرفنا أيضاً أن الطيف الفعال في إحناء غمد الريشة للشوفان «*an*» مشابه تماماً للطيف الممتص بواسطة الريبوفلافين riboflavin لذلك فمن المتوقع أن يكون الريبوفلافين هو المستقبل الضوئي في تحلل الأوكسين .

وقد تناولت مجموعة من الباحثين وعلى رأسهم بورثويك وهندريكس Borthwick and Hendricks (3,5,19) بالبحث موضوع فعل الطيفيات action spectra ، وانصب إهتمامهم في تحديد الفعل الطيفي المثبط للكسر الضوئي لفترة الظلام «*an*» بالطبع لنباتات النهار القصير الزهرية «فقد حصل باركر وزملائه (37) Parker and Colleagues على أول فعل طيفي يتحكم في التهجير لنبات النهار القصير وهما الشيبط وبيلو كس فول الصويا . ثم أعقب ذلك قياس العديد من الأفعال الطيفية لكلا مجموعتي نباتات النهار القصير والنهار الطويل ، وقد أظهر أن جميع هذه الأطياف واحدة ، لذلك فقد إقترح أن

المستقبل للطول الموجي للضوء المؤثر في التأقت الضوئي هو مستقبل عام واحد في النباتات على إختلاف ضرورها من حيث الحساسية الإستجابية لطول النهار .

وكما ذكر من قبل ، لو أن الليل الطويل للدورة التعاقبية الحثية للشبيط قد كُسر بومض Flash ضوئي « كسر ضوئي لإستمرارية الليل النباتي » ، فلا يزهر هذا النبات . الفعل الطيفي المؤثر من مختلف الأطوال الموجية يدل على أن الطول الموجي الأكثر تأثيراً للشبيط على التزهير يقع ما بين ٦٢٠ و ٦٦٠ nm « البرتقالي - الأحمر » والحد الأقصى لهذا الفعل يقع عند حوالي ٦٤٠ nm ، لذلك فإن الضوء الأحمر يعتبر أكثر الإشعاع الضوئي تأثيراً في تفاعل « الكسر الضوئي » .

عند إستخدام الإشعاع الأحمر البعيد بمفرده لا يظهر تأثير « الكسر الضوئي » ، حيث أنه لا يكسر الليل الطويل إلى إثنين من الليل القصير « كما يفعل الضوء الأحمر » . ومع أن هذا الكشف جاء أولاً على يد بورثويك Borthwick وزملائه (4) ثم بعد ذلك على يد داوونز (14) Downs على أن الأحمر البعيد قادر على أن يعاكس تأثير الكسر الضوئي للضوء الأحمر ، فلو أن ومض قصير من الضوء الأحمر البعيد يعقب ومض قصير من الضوء الأحمر في منتصف الليل الطويل للدورة التعاقبية الضوء حثية لنباتات النهار القصير قد حدث فإن تلك النباتات تزهر « وكأنها لم تتعرض للمض الطيفي الأحمر » . ولو أن الإشعاع الأحمر البعيد يعقب بالضوء الأحمر فالتزهير يشبط . وبمعنى آخر فإن الإشعاع المستخدم أخيراً هو الذي يحدد إستجابية النبات (أنظر جدول ٢١ - ٢) .

جدول ٢١ - ٢ : تأثير الإعاقلة اليومية لفترة الظلام بالعديد من التعاقبات الإشعاعية بالأحمر (R) والأحمر البعيد (FR) على تكوين الإزهار في الشبيط وفول الصويا .

مصدره عن : R.J.Downs 1956. Photoreversibility of flower Initiation. Plant Physiol. 31 : 279.

المعاملة	موسط حالة الإعاقلة الزهريّة للشبيط	موسط عدد العقد الزهرية في فول الصويا
Dark control	6.0	4.0
R	0.0	0.0
R, FR	5.6	1.6
R, FR, R	0.0	0.0
R, FR, R, FR	4.2	1.0
R, FR, R, FR, R	0.0	—
R, FR, R, FR, R, FR	2.4	0.6
R, FR, R, FR, R, FR, R	0.0	0.0
R, FR, R, FR, R, FR, R, FR	0.6	0.0

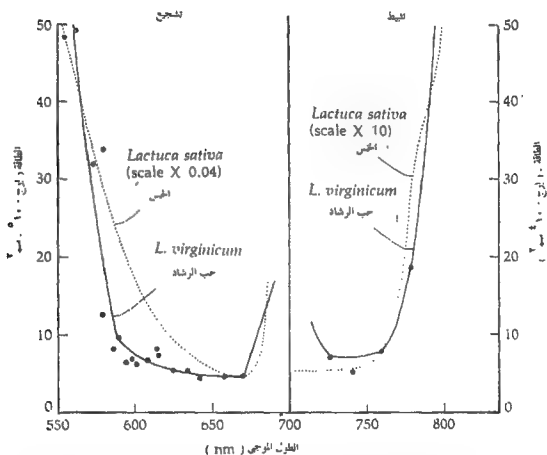
نوعية الضوء وإنبات البذور Light Quality and Seed Germination

دعنا بإختصار نستعرض بعض الأبحاث المبكرة عن تأثير الضوء على إنبات بذور الخس والتي تزيدنا تفهماً للتأقت الضوئي والمستقبل الضوئي . أوضحت تجارب هندركس وبورثويك Hendricks, Borthwick وزملائهما (6) أن نظاماً صيفياً يشترك في إنبات بعض بذور الخس [Lettuce, (*Lactuca sativa*)- variety Grand Rapids] - وحب الرشاد الفرجيني (*Lepidium virginicum*) . وفي تلك الدراسات سمح هؤلاء الباحثون للبذور بتشرب الماء في الظلام ، ثم تم تعريضها بعد ذلك لمختلف الأطوال الموجية الضوئية ، ثم وضعت تلك البذور في الظلام ، ثم قدرت بعد ذلك كمية الإنبات .

وبالرغم من أن معظم الأبحاث الأولى على التأقت الضوئي قد شملت استخدام الضوء الأبيض أو بمعنى دقيق تأثير الخليط المركب لجميع الأطوال الموجية للطيء المنظور ، إلا أن بورثويك وهندركس قد استخدموا أسلوباً فنياً متميزاً لإيجاد أكثر طول الموجات فاعلية - أى أنهم استخدموا تأثير الفعل الطيفي . وفي هذا الشأن قد حصلنا على نتائج تدل على أنه عند تعريض البذور الحساسة للضوء للطيء الأحمر (660 nm) فإن تلك البذور تنبت ، كما أظهرت نتائجهما أيضاً أنه بتعريض تلك البذور للضوء الأحمر البعيد (730 nm) الذى يعطى مباشرة بعد التعرض للضوء الأحمر فإن الإنبات يثبط (أنظر شكل ٢١ - ٧) ، وعندما عملا البذرة بعد ذلك بالضوء الأحمر فإن الإنبات يشجع . تلك النتائج التى ترجع إلى أبحاث العالمين بورثويك وهندركس وزملائهما تدل على أن هناك نظاماً فعالاً انعكاسى التركيب فى بذور الخس بعد تشرب البذرة للماء ، والمعاملة الضوئية الأخيرة تحدد إستجابة البذور (أنظر جدول ٢١ - ٣) .

التأثير الإنعكاسى Reversible effect : أول من إكتشف حقيقة التشجيع وتثبيط الإنعكاس للإنبات بواسطة الإشعاع الأحمر والأحمر البعيد هو العالم بورثويك وزملاؤه (6) . وكما سنشرح فيما بعد فإن النظام الأحمر/ الأحمر البعيد النشط فى بذور الخس مشابه وتحت كل الإحتالات هو نفس النظام الأحمر/ الأحمر البعيد لنظام الفيتوكروم « الصبغ النباتى » النشط فى تزهير بعض النباتات ، وانسباط أقراص أوراق الفاصوليا expansion of bean leaf disks ، والشحوب الاستطالى الظلامى etiolation ، وإنسباط التقوس الريشى لبادرات الفاصوليا unfolding of plumular arch of bean seedlings .

العامل الزمني Time factor : للحصول على التأثير المعاكس الجيد للضوء الأحمر الخث ، لابد أن يعقبه مباشرة التعريض للإشعاع الأحمر البعيد ، فلو تأخر التشجيع بالأحمر البعيد فإن تثبيط الإنبات يكون أقل وضوحاً . فقد وجد توول Toole وزملاؤه (47) أن بذور الخس تفشل في إستجابتها للإشعاع بالأحمر البعيد بعد ١٢ ساعة من تعرضها للضوء الأحمر . ففي ذلك الوقت « خلال الأثنى عشرة ساعة » تحدث العمليات التي تؤدي إلى الإنبات ومن المستحيل إحداث الإنعكاس المؤثر .



شكل ٢١ - ٧ فعل الأطياف لتشجيع وتثبيط إنبات بذور حب الرشاد الفرجيني والخس إلى ٥٠٪ . عن : E.H. Toole et al., eds. 1959. «Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals.» American Association for the Advancement of Science 55:89. Westview Press. Copyright 1959 by the American Association for the Advancement of Science.

جدول ٢١ - ٣ تشجيع وتنشيط الإنبات بواسطة التشجيع بالأحمر (R) والأحمر البعيد (FR) تم تشجيع البلور عند ٢٦° م ثم تركت للإنبات عند درجة ٢٠° م . لاحظ التأثير الإنعكاسي لكل معاملة على الأخرى .

التشجيع	الإنبات عند ٢٠° م (%)
R	70
R, FR	6
R, FR, R	74
R, FR, R, FR	6
R, FR, R, FR, R	76
R, FR, R, FR, R, FR	7
R, FR, R, FR, R, FR, R	81
R, FR, R, FR, R, FR, R, FR	7

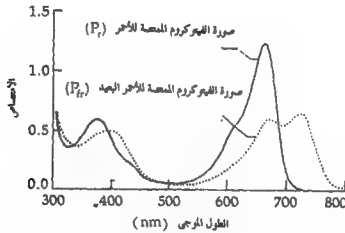
مصدره

Reprinted from "Action of Light on Lettuce-Seed Germination" by H.A. Borthwick, S.B. Hendricks, E.H. Toole, and V.K. Toole, Botanical Gazette 115:102 by permission of The University of Chicago Press. Copyright 1954 The University of Chicago Press.

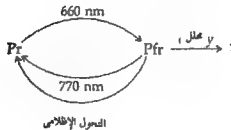
الفيتوكروم « الصبغ النباتي » Phytochrome

أدت الأبحاث المبكرة لجانر وآلارد إلى إكتشاف وفصل ودراسة الكثير من صفات الصبغ المسئول عن إمتصاص الضوء والمشارك في ظاهرة التأقت الضوئي في النباتات . وقد أطلق كل من بورثويك وهندريك وزملاؤهما فيما بعد على هذه الصبغة بالفيتوكروم « وهي تعنى الصبغ النباتي » . والآن يوجد إتفاق عام أن الفيتوكروم هي الصبغة المشتركة في الإدراك الحسي الإستحثاثي للتأقت الضوئي الذي يتحكم في التزهير ، وإنبات بذور الخس ، والعديد من الظواهر المورفولوجية الوراثية . من الواضح كما هو مبين من الإمتصاص الطيفي « أنظر شكل ٢١ - ٨ » أن الفيتوكروم يوجد في صورتين ، صورة الفيتوكروم الممتص للضوء الأحمر (Pr) . وصورة الفيتوكروم الممتص للضوء الأحمر البعيد (Pfr) . وقد اعتبر الباحثون أن صورة Pfr هي الصورة النشطة الفعالة فسيولوجياً . والصورتان تتحولان فيما بينهما كيميائياً . بالإضافة إلى ذلك فقد وجد العلماء أن صورة Pfr تتحول ببطء إلى صورة Pr في الظلام أو تتحول إلى مركب غير معروف غير نشط (2) . التحول الإطلامي لصورة Pfr إلى صورة Pr يظهر أنها محصورة في ذوات الفلقتين (26) . بإستخدام طريقة الومض الضوئي التحليلي والحرارة المنخفضة لا تستطيع مثل هذه

الطريقة أن تغطي صور تلك المركبات ذات العمر القصير ، أو المركبات الوسطية بين Pr و Pfr . هذا الإكتشاف يرجح بالطبع أنه عندما تتحول صورة من الصبغة إلى صورة أخرى فالمكون النهائي الحادث يمر خلال وسطيات سريعة الزوال . وتوجد أيضاً كفاءة عالية جداً للكونتم في تحول Pr إلى Pfr والتي قد تكون سبب ملاحظة معدل أكبر لـ Pfr تحت الظروف الطبيعية للتأقت الضوئي . وتتحول صورة Pfr للفيتوكروم وهي غير ثابتة إلى ما يسمى بعملية التحلل . كما يستخدم الإصطلاح هنا لأنه يرجع إلى فقد التحول الضوئي فقط ولا يرجع إلى تحلل إتناقي حقيقي (26) . ومع ذلك تحت هذه الظروف لا يمكن إكتشاف الصبغة ، وهناك نقص في الفيتوكروم الكلي كما هو مقاس بواسطة الأسبكتروفوتوميتر التفاضلي ذو الموجتين Differential Two-Wave Spectrophotometer . لذلك لو وضعنا نبات تحت ظروف ضوء أحمر مستمر فإن مستوى الفيتوكروم في النبات يتناقص إلى أقل من كمية حرجة وتتحرك نحو تخليق جديد يؤدي إلى زيادة في الفيتوكروم في صورة Pr (38,39,40) . والنتيجة هي الإلتزان في النبات بين التخليق والتكسير للفيتوكروم .



شكل ٢١ - ٨ الإمتصاص الطيفي لخلول نقي من فيتوكروم الشولان



التحول الإظلامي

التركيب الكيميائي Chemistry

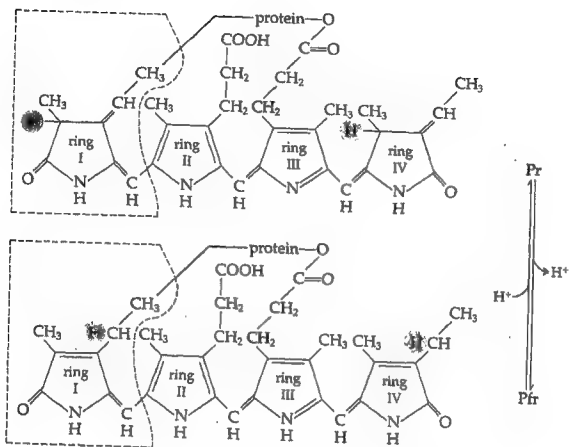
يرجع الفضل إلى كل من العالمين بورثويك وهندركس وزملائهما في عزل وتنقية الفيتوكروم من مصادر نباتية مختلفة وقد أدى ذلك إلى إجلاء النقاب عن التركيب الكيميائي للفيتوكروم . وقد عزل الفيتوكروم أولاً من فلقات بادرات اللفت ذات الشحوب الاستطالي الظلامي etiolated (8) . ويعتبر العالمان سجلمان وفريير Siegelman and (43) Firer هما المسئولان عن تلك المستخلصات العالية للفيتوكروم والتي قادت إلى المزيد من النقاوة وتحليل تركيب الفيتوكروم .

يعتبر الفيتوكروم بروتين ذا مجموعة صبغية Prosthetic group (جزء صبغي - ملون) (Pigment-Colored Portion) (أى بروتين صبغي Chromoprotein) والتي تشابه في التركيب الأساسي السلسلة المفتوحة للتتراپيرول كروموفور للصبغة الطحلبية ٦ فيكوسيانين Open-Chain tetrapyrrole Chromophore of the algal pigment 6- Phycocyanin أنظر شكل ٢١ - ٩ ومن المحتمل وجود مجموعة صبغية واحدة لكل جزئ فيتوكروم ، والمجموعة الصبغية ترتبط بالبروتين عند الحلقة الثالثة . ومن المحتمل أن التحول الضوئي للصورتين Pr و Pfr يتضمن تغير إلكتروني في الحلقة الأولى مع احتمال إضافة أو فقد بروتون . والتحول التركيبي في البروتين ربما يرجع إلى التحول الإظلامي ومن المحتمل تحلله ، ولم تعرف حقيقة الوزن الجزيئي للبروتين ، ومع ذلك فإنه من المعتقد أن الوزن الجزيئي الأولي يقترب من ١٢٠٠٠٠ .

التحولات والاستجابيات Conversions and Responses

لأبد من إعادة التأكيد على أن صورة الفيتوكروم النشطة هي Pfr ، أما صورة Pr فلا تعتبر نشطة ، وبالتالي عند تعريض بنور الخس المتشرية للماء والحساسة للضوء بالطيف الأحمر أو بالضوء الأبيض فإن صورة Pfr للفيتوكروم تتراكم وتتحول كيميائياً إلى مسئول عن الإنبات . إلا أنه عند المعاملة بالضوء الأحمر ثم يعقبها المعاملة بالضوء الأحمر البعيد فإن صورة Pfr تتحول إلى الصورة الغير نشطة Pr التي لا تؤدي إلى حدوث الإنبات .

أما بخصوص التعريض للضوء الأبيض خلال اليوم ، فإن صورة Pfr للفيتوكروم ربما تتراكم فوق مستوى حرج وتحدث تشجيع تزهير نباتات النهار الطويل ولكنها لا تشجع إزهار نباتات النهار القصير تحت هذا المستوى الأعلى من المستوى الحرج . والضوء الأبيض تحت



شكل ٢١ - ٩: التركيب المقترح للمجموعة الصبغية للفيوكروم .

الظروف البيئية العادية له تأثير الضوء الأحمر وبالرغم من وجود موجات الضوء الأحمر البعيد . والسبب الرئيسي في تراكم Pfr في الضوء الأبيض هي الكفاءة العالية « كفاءة الكونتم » في التحول الفيوكرومي إلى صورة Pfr عن تلك التحول الضوئي من صورة Pfr إلى صورة Pr .

ودور فترة الظلام في أنها تقدم الوقت للتحول الظلامي من صورة Pfr إلى صورة Pr تحت المستوى الحرج لصورة Pfr (أو النسبة بين Pfr إلى Pr) فإن نباتات النهار الطويل تظل في الحالة الخضرية « أى لا تزهر » . وبمعنى آخر فإن وجود Pfr في مستوى أقل من المستوى الحرج ، (مرة أخرى نسبة كل صورة إلى الصورة الأخرى) ربما يكون هاماً ، فسوف يشجع تزهر نباتات النهار القصير . ولا بد أن نضع في الاعتبار أن صورة Pfr لازمة لتزهر كل من نباتات النهار القصير والطويل أيضاً ، ولكن بعض الظروف الداخلية تتداخل بعض الشيء خلال فترة الإظلام الحرجة وتكون مسئولة عن المستويات المختلفة لصورة Pfr .

كسر فترة الإظلام بالضوء الأحمر سوف يسبب تحول Pr إلى صورة Pfr لذلك يثبط التزهير في نباتات النهار القصير ، ولو أن الضوء الأحمر يُعقب بالضوء الأحمر البعيد ، فإن تأثير الضوء الأحمر يزال .

التوزيع Distribution

أوضحت الدراسات العديدة أن الفيتوكروم يوجد في العديد من أصناف النباتات (7,22,42) ، وفي الحقيقة ربما يكون عاماً في النباتات الخضراء . بالإضافة إلى عزله من تلك النباتات الخضراء مثل الدخان ، والشوفان ، والذرة والفاصوليا إلا أن الفيتوكروم قد عُزل أيضاً من طحلب (Mestaenium) ومن ذيل الحصانيات Sphaerocarpos (46) والفيتوكروم ليس فقط واسع الانتشار في عالم النبات ولكنه أيضاً واسع الانتشار داخل النبات نفسه . وقد اكتشف الفيتوكروم في الجذور والسيقان والسويقات والفلقات وأعماد الريشة وأنصال الأوراق والأعناق والبراعم الخضرية والثمار النامية وتحت الزهور وفي الثورات (22) .

يعتقد العلماء أن الفعل الأولى تحت خلو للفيتوكروم هو واحد من تلك التي تغير نفاذية الغشاء . كما اقترح أيضاً كل من بورثويك وهندريكس أن الاستجابة السريعة للفيتوكروم تدل على أن الفيتوكروم يصاحب الأغشية . كما يعتقد أيضاً أن الفيتوكروم يصاحب البلاستيدات الأولية للنباتات الشاحبة ظلامياً (etioplasts) وأغشية البلاستيدات الخضراء و البلازما Plasmalemma « الغشاء البلازمي » . وفي الحقيقة فقد اقترح بعض العلماء أن فعل Pfr يعتمد على مصاحبه مع الأغشية وتغيره لهذه الأغشية بمجرد تكوين Pfr . فقد دلت الملاحظات العديدة أن Pfr يصاحب الأغشية ولكن دوره في هذا المستوى يحتاج إلى تجارب مستفيضة .

الفيتوكروم والاتزان الإيقاعي اليومي الداخلى الدائرى .

Phytochrome and Endogenous Circadian Rythms

في ظاهرة الفترة الضوئية فإن المستويات النسبية من الفيتوكروم تكون هامة كدليل على فترة الإظلام ، وبالرغم من ذلك فإن العديد من التجارب تدل على أن التحول الداخلى للفيتوكروم ماهو إلا جزء فقط من تجسيد لميكانيكية قياس الزمن في النبات وإحدى تلك النظريات العملية تدل بكيفية ما أن الفيتوكروم « خاصة مستوى Pfr » يعبر عن متى تحدث فترة الظلام التى تتفاعل مع الإيقاع الداخلى أو العمليات الدائرية النباتية . هذه

العمليات الإيقاعية المترنة أو حفظ الوقت (الزمن) الدائري الخلوي إلى Pfr ما هو إلا تجسيد وانعكاس للساعة البيولوجية « الحيوية » biological clock .

العديد من العمليات مثل زيادة أو عجز المكونات الأيضية وانقسام الخلايا ، والتحرك ناحية الضوء Phototaxis والتألق الإشعاعي البيولوجي bioluminescence وفتح وقفل الثغور وتحرك الورقة والتمو تحدث جميعها بإيقاع دائري والتي تعكس تأقلم الكائنات للظروف البيئية الخارجية . هذه الإيقاعات الاتزانة الداخلية تعتمد أساساً على الدورة التقريبية عادة والتي تساوى من ٢٤ إلى ٢٦ ساعة لذلك فهي تسمى اليوم الداخلي endogenous Circadian « حوالى يوم أرضى » الإيقاعى الدائري rhythms .

يمكننا بسهولة ملاحظة فعل العديد من الإيقاع اليومي الدائري والتي تحكم بالساعة البيولوجية . على سبيل المثال بعض النباتات التي تؤخذ من بيئاتها الطبيعية الدائرية للضوء والحرارة سوف تستمر في إظهار الاستجابة الطبيعية الكيميائية والتغير التشكلى المورفولوجي تحت ظروف مخالفة تماماً للعوامل الدائرية الطبيعية التي كانت تعيش فيها وكما لو كانت تعيش تحت هذه الظروف الدائرية الطبيعية « للضوء والحرارة » وهذه المجموعة من النباتات قليلة جداً . إلا أنه عندما تعرض معظم الأنواع النباتية إلى مدى نظام متغير جديد لحث يبيى « الضوء مثلاً » فإن الساعة البيولوجية ربما يعاد تركيبها أو تكيفها مع الوقت لكي تتوافق مع النمط البيئي الجديد . هذه العملية تسمى « بالقطر » entrainment ولها القدرة الإختيارية التفضيلية في الطبيعة وتدل على مرونة عملية ميكانيكية التأقت الزمني . على سبيل المثال النظام الفيتوكرومي « بالأخص Pfr » له تأثير على نظام الساعة البيولوجية عند الزمن الذى فيه الساعة تكون على وجه الخصوص حساسة أو يمكن تعديله بسهولة . وكما أوضح بواسطة زيفرت Zeevaart (51) فإن تأثير مستوى Pfr على كل من نباتات النهار القصير والطويل يؤثر على الميكانيكية الزمنية من خلال فترة الظلام .

في التجارب التي أجريت على الرُمزام (Chenopodium)^(١) والإيوميا (Pharbitis)^(٢) (23,51) اكتشف العلماء أنه يلزم مستوى أعلى نسبياً من Pfr ، خاصة خلال التأقت الضوئى ، في الجزء الأول من فترة الظلام لكي يزهر نبات النهار القصير ، أما في الجزء الأكبر من فترة الظلام فلا بد أن يكون مستوى Pfr منخفض أو غائب . وبالعكس

(١) يتبع العائلة الرمامية Chenopodiaceae وينمو عديد من أنواعه في العالم العري وله أسماء محلية عديدة chenopo-dium كلمة يونانية تعنى قدم الوزه goose-foot كصفة لبعض أوراق أنواعه .

(٢) هذا الجنس هو جنس (Ipomaea L...) وله أنواع عديدة جداً تنمو في العالم العري وهو يتبع العائلة العلاقية Convolvulaceae وقد يعرف هذا الجنس عربياً باسم « ست الحسن » أو منجد الصباح .

فيبدو أن نباتات النهار الطويل تحتاج للاستمرار النسبي لوجود Pfr خلال فترة الظلام وبالأخص مستوى أعلى نسبياً خلال الجزء الأخير من فترة الظلام وذلك للتزهير الجيد . من المناقشة السابقة لا بد أن نفهم أن التحكم في التزهير في نباتات النهار القصير ونباتات النهار الطويل لا ترجع ببساطة إلى التحول الداخلي لصبغة الفيتوكروم . بالإضافة إلى ذلك فكل من نباتات النهار الطويل ونباتات النهار القصير لها إيقاع داخلي للإحتفاظ بمستوى Pfr ، والتي تنظم إستقبال وتحويل وترجمة الإشارة الضوئية من البيئة إلى إشارة بيوفسيو كيميائية أخرى ، مثل تخليق وتمثيل هرمونات التزهير . ونحن لا نستطيع في هذا المقام أن نغطي التجارب الواسعة التي أجريت والتي تناولت بالتعقيد تلك العملية الغامضة حتى الآن للساعة البيولوجية ، وعلى الطالب أن يطلع على تلك المقالات الممتازة وخاصة ماكتبه هلمان Hillman في هذا الموضوع (13,23,34,44) .

هرمونات التزهير والجبريلينات Flowering Hormones and Gibberellins

عندما نتمعن تلك الأبحاث المبكرة فلا بد أن نهتدى إلى الاعتقاد أن هناك عامل « أو عوامل » تزهيرية تنتج في الأوراق المحنة ضوئياً وتنتقل بسهولة نسبية إلى البراعم . إشتغل كاجلاكجان Cajlachjan في عام ١٩٣٦ على المنشعات الزهرية الأولية ، وقد أطلق (إصطلاح) فلوريجين florigen (أى عامل التزهير) على ذلك الهرمون التزهيري الذي لم يحدد ولكنه افترض وجوده في النباتات المستحث أوراقها ضوئياً .

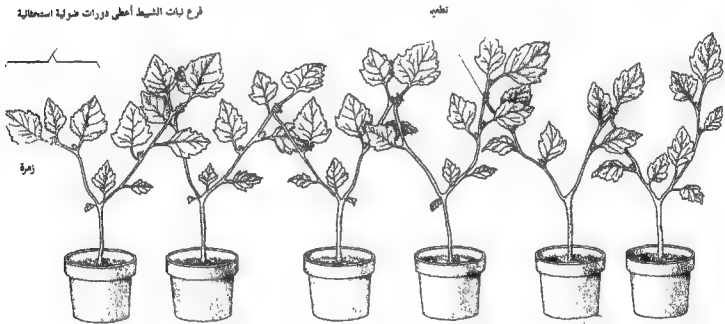
ومن التجارب المدهشة المؤكدة لوجود الفلوروجين والمبرهنة على يسر إنتقاله جاءت من تلك الملاحظات المبكرة على سلسلة تطعيم فرعين من نباتات الشبيط في سلسلة من النباتات (36) ، فلو أن الفرع الأخير من تلك السلسلة قد أعطى فترة الإستحثاث الضوئية فإن تعريض هذا الفرع فقط يسبب تزهير جميع النباتات تعاقبياً والتي تم تعريضها لفترات دائرية للإستحثاثية (شكل ٢١ - ١٠) .

وأيضاً من التجارب المدهشة حقاً تلك التي قام بها زيفارت Zeevaart (50) والتي قام فيها بتطعيم نباتات نهار قصير على نباتات نهار طويل والعكس بالعكس .. عندما قام بتطعيم السيدم (Sedum spectabile)^(١) « نبات نهار طويل » على نبات الكلانكوى

(١) يتبع هذا النبات عائلة الحى علم Crassataceae وهو نبات عصارى وقد يعرف هذا النبات عربياً « بالحي علم » وكلمة sedum هي كلمة لاتينية تعنى الرطب وهناك أنواع عديدة من هذا الجنس تنمو في الوطن العرفي تحت أسماء دارجة عديدة أما كلمة spectabile فهي تعنى الذى يستحق المشاهدة أو الذى يسترعى النظر وهو ينمو بين الصخور .

Kalanchoe blossfeldiana) « نبات نهار قصير » فإن السديم يزهر تحت ظروف النهار القصير . وعندما قام بتطعيم نبات النهار القصير الكلانكوى على نبات السديم ذى النهار الطويل فإن الكلانكوى يزهر تحت ظروف النهار الطويل . وقد أوضحت أيضاً تجارب هدسون وهامنر (24) Hodson and Hamner أن مستخلصات الشبيط المزهر يمكنها إستحثاث التزهير فى عدس الماء ، ولكن تلك المستخلصات من الشبيط لا يمكنها إحداث هذا الإستحثاث . وتدل تلك التجارب على أن الفلوريجين ليس نوعاً معيناً لكل نوع نباتى على حدة أى أنه ربما يكون عام فى التركيب أو على الأقل فى الصفات بين الأنواع النباتية المختلفة ذات النهار الطويل والقصير معاً ، ولهذا السبب فمن المعتقد أن الفلوريجين لابد أن يُعزل فى يوم من الأيام وتحدد صفاته . والأهمية الإقتصادية لهذا الكشف المتوقع سوف تكون غير محدودة وواسعة جداً .

الفرع نباتات الشبيط حظت تحت ظروف ضوئية غير استثنائية



شكل ٢١ - ١٠: إنتقال هرمون التزهير . فرع واحد من نبات الشبيط ذو فرعين يطعم فى سلسلة تعاقبية مع خمس نباتات أخرى من الشبيط . أعطى الفرع الأول فقط دورة ضوء إستثنائية بينما الأفرع الأخرى جميعها قد تعرضت لدورات ضوء غير إستثنائية . إلا أن جميع النباتات قد أزهرت .

(١) يتبع هذا النبات أيضاً عائلة الحى علم واسم الجنس Kalan-choë محرف عن اللغة الصينية - وهو من نباتات الزينة التى تزهر فى الشتاء داخل المنازل وقد أدخله إلى الزراعة كيات زينة Robert Blossfeld ولذلك استمد اسم النوع من هذا الرجال وذلك من مبدعشقر .

منذ تلك التجارب المبكرة وما تلاها من تجارب والفكرة السائدة أن الفيتوكروم هو المتفاعل الضوئي Photoreactor أى الوسيط المنتج للفلوريجين في الأوراق والذي ينتقل بالتالى إلى المرستيمات الخضرية وينشط تحويلها إلى مرستيمات زهرية . ونتيجة لهذا المفهوم فقد نشطت مجموعات من الباحثين في الخمسينات وأوائل الستينات من هذا القرن في محاولات لعزل وتحديد الفلوريجين . وبالرغم من أن جميع المحاولات قد فشلت حتى اليوم إلا أنه توجد بعض الدلائل على أن الفلوريجين لابد أن يكون من مركبات أيزوبرينويد أو من مشابهاة الإستيرويدات Isoprenoid or Steroidlike . إلا أن الأبحاث التى قادت إلى هذا الاعتقاد لم تستكمل بعد على أى حال ، فعلى سبيل المثال أظهرت مستخلصات من عدس الماء (31) والشبيب (32) نشاط فلوريجينى ولكن لم ينتج عنها مركب محدد .

وحتى الآن في مناقشاتنا على التأقت الضوئي فقد تجاهلنا دور الجبريلينات في التزهير . وكما شُرح في الفصل السابق من أن إضافة الجبريلين إلى معظم نباتات النهار الطويل يسبب تزهير تلك النباتات والتي وضعت تحت ظروف الدورات اللالاستثنائية . وعلى الرغم من ذلك فإن الجبريلين لا يقترح ولا حتى يفترض أنه هرمون التزهير أو على الأقل لا يسبب التزهير مباشرة ، وهناك برهانين على ذلك . الحث الزهرى بطول النهار والاستحثاث الجبريلينى لنباتات النهار الطويل مختلفة . أولاً في نباتات النهار الطويل المستحثة ضوئياً فإن تكشف المنشآت الزهرية الأولية يحدث مباشرة مع إستطالة الساق « الشمراخ النورى » ، (12) ، أما الحث الجبريلينى للتزهير فإن الشمراخ النورى « الساق الحاملة للأزهار » والمعروفة بإسم « الحنبوط bolting » تسبق في إستطالتها قبل ظهور أى منشآت زهرية أولية « أنظر 34 » ، لذلك فقد إستنتج أن الجبريلين يحفز النمو والتكشف الذى يكمل احتياجات تكشف الأزهار وإثباتها . وقد أوضح كلياند وزيفارت Cleland (12) and Zeevaart بالبرهان أن فكرة الحنبطة والتزهير عمليتان منفصلتان ولكن بعض الشيء متلازمان . وباستخدام الأمو 1618 Amo كمثبط لتمثيل الجبريان وجد أنه بالرغم من أن الحنبطة تثبط بالفترة الحثية لنبات النهار الطويل (Silene armeria) بينما الإزهار لا يثبط . لذلك فالإرتباط بين العمليتين ليس أساسياً للتزهير . وأيضاً الجبريلين لا يشجع التزهير في نباتات النهار القصير في الدورة غير الحثية .

قام كاجلاكجان (10) Cajlachjan بتقدير وقياس الكمية الفعلية لمستوى الجبريلين في

(١) يقع هذا النبات العائلة القرنفلية Caryophyllaceae وكلمة (Silene L.) كلمة يونانية تعنى اللعاب Solilo نسبة إلى بعض خواص الساق والكأس . وتتمو بعض أنواعه في الوطن العربى تحت أسماء دارجة متعددة .

الأوراق لكل من نباتات النهار القصير والطويل تمت تحت ظروف دورات ضوئية استحثائية وقد دلت نتائجها أن محتوى الجبريلين أعلى تحت ظروف النهار الطويل بصرف النظر على انتائية النبات المستخدم بالنسبة لطول فترة التأقت الضوئى .

أعلن كاجلاكجان Caglachjan نظريته التى تفترض أن هناك ارتباط بين الجبريلين بهرمون التزهير فى الاستجابة للفترة الضوئية للتزهير (9) . وقد اقترح أن هناك خطوتين تدخلان فى عملية التزهير ، الأولى وسطية mediated بواسطة الجبريلين والثانية بواسطة واحد أو أكثر من عوامل التزهير تسمى الأنثيسينات anthesins والجبريلين والأنثيسينات تكون الفلوروجين الحقيقى . وطبقاً لاعتقاده ، فإن نباتات النهار الطويل تحت ظروف دورات غير إستحثائية تحتوى على كمية كافية من الأنثيسينات ولكن لا تحتوى على كمية كافية من الجبريلين . وهذه الحالة تنعكس فى نباتات النهار القصير فى الدورات الغير إستحثائية - فالجبريلين عالى أما الأنثيسينات فهى منخفضة . هذه النظرية تتمشى مع التشجيع التزهيرى عندما يضاف الجبريلين إلى نباتات النهار الطويل فى الدورات غير الاستحثائية ، كما أنها تتمشى مع التأثير المتعادل عندما يضاف الجبريلين إلى نباتات النهار القصير المعرضة لدورات غير إستحثائية . إلا أن هذه النظرية مازالت فى حيز التأمل والتمعن وحتى تتاح الفرص التجريبية العميقة فى المستقبل .

أسئلة

- ٢١ - ١ عرف الإصطلاحات التالية - المستقبل الضوئي Photoreceptor التأقت الضوئي
Photoperiodism - الإستجابية للفترة الضوئية Photoperiodic response .
- ٢١ - ٢ إشرح المساحات الرئيسية لمعلوماتنا عن عمليات التحكم الضوئي التي أمدتنا بها
دراسات جارنر وآلارد Garner and Allard .
- ٢١ - ٣ تبين لنا أن نباتات النهار الطويل الزهرية من الأفضل والأسلم أن تسمى بنباتات
الليل القصير الزهرية . لماذا؟
- ٢١ - ٤ ماهي أهمية فترة الإظلام للتزهير؟ وهل الفترة الضوئية هامة أم لا ؟
- ٢١ - ٥ إشرح بعض الملاحظات المبكرة التي قادت إلى إكتشاف وعزل الفيتوكروم .
- ٢١ - ٦ إشرح العمل الفعلي للضوء والظلام على إنبات بذور الخس ، وما هو دور
الفيتوكروم ؟ وأي صوره النشطة فسيولوجياً تكون ؟ وما هي الإستجابة لنقص
صورة Pfr خلال العرض للإظلام ؟
- ٢١ - ٧ لماذا تؤدي إستمرارية الضوء الأحمر إلى نقص مستوى الفيتوكروم في نباتات
الشحوب الظلامي الاستطالي ؟
- ٢١ - ٨ إشرح الدور المحتمل للتترايپرول كروموفور Tetrapyrrole Chromophore
والبروتين لجزيء الفيتوكروم .
- ٢١ - ٩ ما هي العلاقة بين طول النهار الحرج في النبات وحالة صبغة الفيتوكروم ؟
- ٢١ - ١٠ عدد مع الشرح الإستجابيات المورفولوجية والتي تخضع لتحكم الفيتوكروم -
وهل يستطيع تفاعل أولى الفيتوكروم أن يؤثر في الإستجابيات المتباينة التي ترجع إلى
الصبغة ؟
- ٢١ - ١١ اشرح الاصطلاحات التالية ، الاتزان الإيقاعي اليومي Circadian rhythm
(القطر) ، entrainment ، الساعة البيولوجية biological clock .
- ٢١ - ١٢ اشرح الأفكار التي أمدتنا لإستيضاح كل من التنظيم المتحكم في التزهير بواسطة
الفيتوكروم والفلوريجين . وحمض الجبريليك .
- ٢١ - ١٣ عدد الصبغات في النبات والحامة في نموه وبقاؤه . وما هو الدور أو الوظيفة المتوقعة
لكل صبغة أو مجموعة صبغات ؟
- ٢١ - ١٤ صورة الفيتوكروم Pfr لها نصف عمر أقل قليلاً من ٢ ساعة كيف تكونت هذه
الحقيقة الهامة في فعل الفيتوكروم بمقارنتها بنصف العمر القصير للصبغات الأخرى ؟

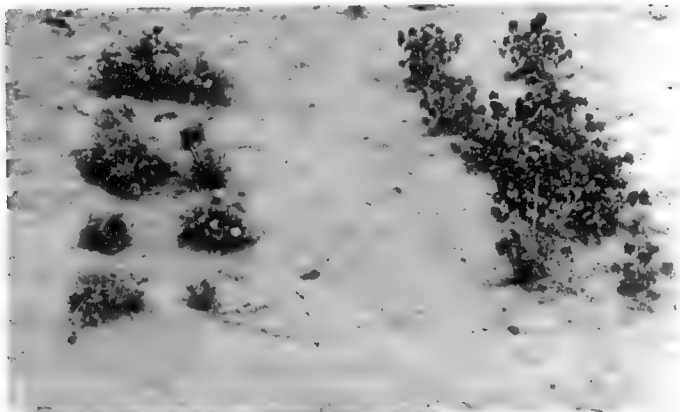
قراءات مقترحة

- Black, M. 1969. Light controlled germination of seeds. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 23:193-217.
- Borthwick, H.A. 1972. History of phytochrome. In K. Mitrakos and W. Shropshire, Jr., eds., *Phytochrome*. New York: Academic Press.
- DeGreef, J., ed. 1980. *Photoreceptors and Plant Development*. Antwerp: Antwerpen Univ. Press.
- Feldman, J.F. 1982. Genetic approaches to circadian clocks. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:583-608.
- Holmes, M.G., and H. Smith. 1975. The function of phytochrome in plants growing in the natural environment. *Nature* 254:512-514.
- Holmes, M.G., and H. Smith. 1977. The function of phytochrome in the natural environment. IV. Light quality and plant development. *Photochem. Photobiol.* 25:551-557.
- Holmes, M.G., and E. Wagner. 1980. A re-evaluation of phytochrome involvement in time measurements in plants. *J. Theor. Biol.* 83:255-265.
- Marmé, D. 1977. Phytochromes: membranes as possible sites of primary action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:173-198.
- Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
- Pratt, L.H. 1982. Phytochrome: the protein moiety. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:557-582.
- Schopfer, P. 1977. Phytochrome control of enzymes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:223-252.
- Smith, H. 1982. Light quality, photoperception, and plant strategy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:481-518.



الارتباع وتحمل البرودة

(١) Vernalization and Cold Tolerance



نوع القرنفل (*Dianthus barbatus*)^(١) المسمى انجليزياً بسويت ويليامز (Sweet Williams) المُتحمل للبرودة - Cold-tolerant مزهر في الحقل في أواخر الخريف . على الجين صنف الأستر *Aster*^(٢) (*Callis tephus*) المسمى دوارف كوين dwarf Queen الذى لا يتحمل البرودة . Cold-intolerant .

مهداة من Chiko Haramaki, The Pennsylvania State University

(١) كلمة vernalization هى ترجمة للكلمة الروسية yaronizatsiya وهى تعنى تهيئة النبات لظروف الربيع وغير ترجمة عربية لها هى الارتباع نسبة إلى الربيع ، ويبدو أن أول من أطلقها هو العالم الروسى Lyssenko

(٢) *Dianthus* كلمة يونانية من شقين *Dian-* ومعناها زهرة *thus* - جويتر - Jove إله الآلة عند قدماء الرومان - أما كلمة *barbatus* أى المُتخشب أى له لحية ، وهذا النوع من القرنفل يسمى انجليزياً بسويت ويليامز أى ويليامز الحلو وبالطبع يتبع القرنفل العائلة القرنفلية *Caryophyllaceae* .

(٣) هذا النبات هو (*Callistephus chinensis*) (وكان يسمى قديماً *Aster chinensis* L.) وهو من نباتات الزهور ويتبع العائلة المركبة *Compositae* (الاسم الجديد لهذه العائلة هو عائلة الأستر *Asteraceae*) وبهذه المناسبة فإن كلمة *Callis- tephus* هى يونانية وتعنى التاج الجميل نسبة وتورية للإشارة إلى صفات القمرة البرية *Achene* .



لا تزهر جميع النباتات عندما توضع تحت ظروف الفترة الضوئية المناسبة والصحيحة ، ففي العديد من النباتات تؤثر درجة الحرارة على إنشائية وإثمارية التراكيب التكاثرية . في النباتات الحولية يبدأ النمو الخضري في الربيع وتنمو الأزهار في الصيف وتنتج الثمار والبذور في الخريف^(١) . وتأثير درجة الحرارة على تزهير النباتات الحولية يكون ثانوياً بالنسبة لتأثير الضوء ، حيث ينصب تأثير درجة الحرارة على العمليات الأيضية أكثر منه تأثير على تحفيز الأزهار .

أما بالنسبة لذوات الحولين Biennials فتظهر حالة مخالفة تماماً لذوات الحول الواحد ، حيث تظل نباتات ذوات الحولين في حالة خضرية في موسم النمو الأول ، ثم بعد تعرضها لدرجة حرارة الشتاء الباردة والتي تستمر لفترة طويلة فإنها تزهر في موسم النمو الثاني ، وبدون التعرض لدرجة الحرارة الباردة فإن معظم هذه النباتات لا بد أن تظل في حالة خضرية مطلقة ولا تزهر ، إلا أنه بتعرضها لفترة طويلة من البرودة والتي يعقبها فترة ضوئية مناسبة فإن النباتات المحتاجة إلى برودة سوف تزهر ، حيث أن فترة البرودة أساسية وعققة وواضحة عندما نرى في معظم نباتات ذوات الحولين أن المعاملة الصناعية (artificial) بالبرودة والذي يعقبها الفترة الضوئية ودرجة الحرارة المناسبان سوف تؤدي إلى إزهار هذه النباتات في موسم النمو الأول وعلى ذلك يمكن جعل نباتات ذوات الحولين تزهر في نفس موسم النمو الأول كما لو كانت نباتات ذوات حول واحد . شو آرد Chouard (4,5,6) حدد الاصطلاح المستخدم لوصف هذه الظاهرة « بالتحصيل الحراري » "acquistion" أو إسرار القابلية للتزهير بالمعاملة بالبرودة Chilling treatment إلا أن تطبيق فكرة الارتباع دون استنتاج الرأي العلمي قد وضعت محل التطبيق لعدة سنوات من قبل (44) . فقد أدرك مُنمى النباتات Growers ، بعضهم عن علم والبعض الآخر عن غير علم ، حقيقة أن بعض النباتات تحتاج إلى فترة برودة لكي تزهر . في عام ١٩٤٠ أورد ملك كيني Mc Kinney (44) في استعراضه عن موضوع الارتباع التقرير الذي قدمه كليبرت Klippart عام ١٨٥٧ إلى اللجنة الزراعية الحكومية في أوهايو Ohio الذي قدمه كليبرت Klippart والذي أوضح فيه تطبيقات الارتباع وهذا التقرير كما أورده ملك كيني Mc Kinney هو كما يأتي :

(١) بالطبع ينصب هذا الحديث على الحوليات التي تنمو في المنطقة المعتدلة الشمالية ولا ينطبق هذا المفهوم على الحوليات التي تزور في الخريف وتنمو خضرية في الشتاء وتزهر وتنمو في الربيع وهو ما يطلق عليها الحاصلات الحولية الشتوية . أما المفهوم الذي ذكر هنا فقد ينطبق إلى حد ما على الحوليات الصيفية عندما .

و لكي يحصل القمح الشعوى إلى قمح ربيعى فلا شيء يلزم أكثر من سوى أن القمح الشعوى لا بد أن يسمح له بالإنبات الطفيف في الخريف أو الشتاء دون أن يسمح له بالنمو الخضرى وذلك بالحرارة المنخفضة أو بالتجميد حتى يتم زراعته في الربيع . ويجرى ذلك في العادة بنقع وتزريج البلور وتجميدها وهي على هذه الحالة ويحفظ بها مجمدة حتى يأتي موسم النمو في الربيع . لا بد أن يؤخذ في الاعتبار شيئا فقط ، هما الإنبات والتجميد . ومن المحتمل أن القمح الشعوى يزرع متأخراً في الخريف فقط لكي يثبت في التربة دون أن ينمو ، ولا بد أن ينتج الحبوب كما لو كان قمح ربيعى لو زرع في أبريل (الربيع) بدلاً من سبتمبر (الخريف) . والتجارب التي تحول القمح الشعوى قد قربت بنجاح كبير حيث أنها تبقى على العديد من مميزات الجودة الأصلية للقمح الشعوى وتنتج معدل ٢٨ بوشل bushel^(١) للأكر acre^(٢).

ومنذ تقرير كليبرت klippart فقد تابعت دراسات عديدة من الباحثين المُنهاجة المتتالية عن تأثير درجات الحرارة على التزهير . وفي عام ١٩٣٩ م أطلق ميلشرس (48) Meichers اصطلاح « الارتباعين »^(٣) "Vernalin" لعامل النشاط الافتراضى والذي يعتقد أنه يتراكم خلال الارتباع . وأخيراً بعد أن عرفت الجبريلينات كهرمونات نباتية سائدة ، فقد ضمت وأدخلت إلى عملية الارتباع . ولهذا السبب سوف نرى فيما بعد أن بعض العلماء يعتبرون الجبريلينات و « الارتباعين » Vernalin هما شيء واحد ومادة واحدة .

الارتباع والتزهير Fernalization and Flowering

نستطيع أن نؤكد أن الارتباع في حد ذاته لا يحفز التزهير ولكنه فقط يُجهز ويُعد النبات للتزهير ، فتأثير الارتباع على التزهير يمكن أن يختلف مع تأثير الفترة الضوئية photoperiodic inductive cycle ، فالدورة التعاقبية الضوء تشجيعية ليست فقط تُعد وتُجهز النبات للتزهير ولكنها تُنشئ الأزهار . والتجارب الكلاسيكية العلمية

(١) البوشل bushel مكيال انجليزى للحبوب = ٨ جالون ، والجالون = ٤.٥٥ لتر .

(٢) الأكر acre = ٤٠٠٠ م^٢

(٣) ارتباعنا أن نعبر عن عامل (هرمون مفترض) الفernalin « بالارتباعين » أسوة بما هو متبع مع باقي الهرمونات النباتية مثل الأوكسين والجبريلين والكينين إلخ .

التي اختصت الارتباع قد أجريت وأقيمت على كل من السكران (Hyoscyamus niger^(١)) والشيلم (Petkus rye (Secale cereale)^(٢))، وعلى ذلك فسوف نركز مناقشتنا على هذين النباتين .

السكران (Hyoscyamus niger) Henbane

في العادة يتم التحكم وراثياً في الاستجابة للدرجات الحرارية المنخفضة . وهذه الحالة تظهر مع السكران حيث ينتج طرازين هما الطراز الحولى والطراز ذو الحولين . وبالطبع فإن الطراز الحولى ينتج أزهاره في موسم واحد ، أما الطراز ذو الحولين فإنه يحتاج إلى برودة الشتاء قبل أن يزهر في الموسم الثانى للنمو . ومن المحتمل أن الميكانيكية اللازمة لإنشاء التغيرات الكيميائية اللازمة للتزهير تكون غير ذى فاعلية في السكران ذو الحولين وربما تستبدل هذه المعاملة بالبرودة . والسكران ذو الحولين هو نبات نهار طويل ، مشابهاً في ذلك ذو الحول الواحد ، حيث يظل في حالة نمو خضرى تحت ظروف النهار القصير دون أى اعتبار للدرجات الحرارية التى يتعرض لها .

ويُظهر السكران ذو الحولين استجابة نوعية (qualitative response) للبرودة - وهذا يعنى ما لم يتعرض للحرارة المنخفضة لفترة محددة من الزمن فسوف يظل في حالة خضرية كاملة . إلا أنه بعد أن يصل النبات إلى طور التورد د^(٣) (rosette stage) ويكون على الأقل عمره عشرة أيام فيمكن ارتباعه (Vernalized) وبالتالي يزهر في موسم نمو واحد ، بعد إمداده بالفترة الضوئية الصحيحة والمناسبة . ويبدو أن عمر عشرة أيام وطور التورد لازمان وضروريان للاستجابة للمعاملة بالبرودة للسكران (5) . شكل ٢٢ - ١ يوضح الاستجابة التزهيرية للسكران ذو الحولين الصميم للمعاملة بالبرودة . ربما نرى ونلاحظ في شكل ٢٢ - ١ احتياجات السكران للفترة الضوئية الصحيحة والمناسبة للتزهير .





(١) سبق لنا التعريف بهذا النبات إلا أننا نضيف هنا أنه من العائلة الباذنجانية Solanaceae ، وكلمة Hyoscyamus هي كلمة يونانية من شقين تعنى فول الخنزير hog bean لافترض أنه سُم للخنزير suppose to polson swine أما كلمة niger فهي تعنى الأسود أو الزغبي وهذا النبات ينمو برياً في العديد من الدول العربية .
(٢) سبق لنا التعريف بهذا النبات إلا أننا نضيف هنا أن اسم الجنس العلمى Secale هو تسمية لاتينية قديمة لبعض الحبوب أما اسم النوع cereale فهو يعنى اختصاص بالزراعة أو المُنْزَرَع وهذا النبات بالطبع يتبع العائلة النجيلية Gramineae ولكن الاسم الحديث لهذه العائلة هو Poaceae أى عائلة جنس poa وكلمة poa تعنى حشيشة المراعى ولذلك فإننا نرى أن خير تسمية عربية لهذه العائلة طبقاً للتسمية الجديدة هي أيضا العائلة النجيلية ولا يعنى هذا أنها عائلة جنس Cynodon لأن كلمة نجيلية عربياً تعنى كل نباتات الداءم التى تتبع هذه العائلة .

(٣) طور التورد أو الشكل المتورد هو النمو الخضري الكامل لعدد من النباتات المتبينة النوع حيث تخرج الأوراق من سلاحيات قديمة مقاربة تعطى النبات مظهر الأوراق المتجمعة ويكون الساق قزمى للغاية وعند خروج شواخ في التوردة يستطيل الساق حاملاً التوردة .

الشيلم الشتوى (Secale cereale) (Petkus Winter Rye)

كما هو الحال فى السكران فيوجد أيضاً سلالتان من الشيلم ، السلالة الربيعية والسلالة الشتوية (spring and winter Petkus ray strains) . السلالة الربيعية هى نبات حولي مُتورد صميم ، ويزهر ويثمر فى موسم نمو واحد . أما السلالة الشتوية فهى نبات ذو حولين متورد صميم ، يظل فى حالة خضرية خلال موسم النمو الأول ثم بعد ذلك يزهر ويثمر بعد تعرضه لفترة طويلة لحرارة الشتاء الباردة . وهذه السلالة الشتوية عندما تُرتبع (vernalized) فإنها تشبه السلالة الربيعية فى كل شيء (51) .

وعلى الرغم من أن كلاً من الشيلم الشتوى والسكران نباتات ذو احتياجات من البرودة ، إلا أنهما يختلفان فى العديد من الأوجه فى استجابتهما للمعاملة بالبرودة

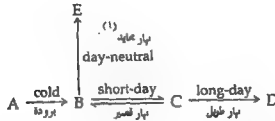
	نهار قصير	نهار طويل
لم يوضع تحت ظروف البرودة		
وضع تحت ظروف البرودة		

شكل ٢٢ - ١ : استجابة السكران ، وهن نبات نهار طويل ، تختلف المعاملات بدرجات الحرارة وطول الفترة الضوئية .

البيانات عن : From data of G. Melchers and A. Lang, 1948 Biol. Zentr. 67:105. Redrawn from Principles of Plant Physiology by J. Bonner and A.W. Galston. W.H. Freeman and Company, Copyright © 1952.

فالشيلم الشتوى ربما يُرتَّبِع في طور البذرة (54) ؛ إلا أن السكران لا بد أن يكون عمره عشرة أيام ويكون في الطور المتورد . الشيلم الشتوى لا يتشابه مع السكران من حيث أنه ليس له احتياجات ملزمة من حيث الارتباع . فتحت الإضاءة المستمرة سوف يُخرج الشيلم الغير مُرتَّبِع نورات (head) بعد ١٥ أسبوع . إلا أنه لو أُرتَّبِع فإن النورات تخرج بعد ٧,٥ أسبوع - حوالى نفس الزمن الذى يحدث فيه التزهير في صنف الوادى الريعى (spring valley) تحت ظروف استمرار الإضاءة . وعلى ذلك فإن الارتباع في الشيلم الشتوى يعمل على تقصير الزمن الذى يقطعه النبات حتى التزهير وليس للارتباع لزوم كامل أو مطلق (15) . وأخيراً ، يختلف الشيلم الشتوى عن السكران من حيث أن « المحفز الارتباعى » "Vernalization stimulus" بمجرد وصوله ، لا ينتقل عبر منطقة اتحاد الطعم^(١) graft union .

أوضح العلماء تخطيطات نظرية افتراضية لتوضيح مغزى وفهم الاتجاه الذى يقترب من تلك الأبحاث على الارتباع^(٢) . وقد رسمت بيرفس Purvis (51) ، عالمة النبات التى قدمت لنا توضيحات لفهم عملية الارتباع ، إحدى صور هذه التخطيطات لشرح التزهير في نباتات الحبوب Cereal . وعلى الرغم من أن هذا الخطط قد تم نشره منذ أكثر من عشرين عاماً مضت^(٣) ، إلا أنه ما زال يمدنا بالعمل الافتراضى ، وهو مثل جيد في الاعتقاد اللازم للعلماء عندما يتحاولون أن يوضحوا ميكانيكيات الظواهر الطبيعية . وهذا التخطيط الذى إرُتسم للتزهير في نباتات الحبوب كما يلى :



(١) بالطبع في تجارب grafting أى أنه يتراكم ولا يستطيع أن يعبر عبر منطقة التطعيم بين نباتين أحدهما أرتبع والآخر لم يُرتَّبِع .

(٢) سلى وجه الدقة ما زلنا لا نعرف إلا القليل جداً عن ميكانيكية الارتباع وأثرها على عملية التزهير وجميع التوضيحات هنا مازالت الافتراضات نظرية .

(٣) قدمت بيرفس هذا التخطيط عام ١٩٣٤ أى منذ أكثر من خمسون عاماً وليس منذ أكثر من عشرين عاماً كما جاء هنا .

فى هذا التخطيط فإن B هى بعض المركبات التى ما هى إلا جزء من نظام التفاعلات التى تعود إلى التزهير ، ونظام التفاعلات من B إلى D يكون تحت تأثير تحكم الفترة الضوئية ، ومن المحتمل أنه يؤدى إلى تخليق هرمون التزهير floral hormones . ففى الشيلم الربيعى فإن B إما أن تكون موجودة فى الجنين أو تنتج من A تحت تأثير درجات الحرارة العادية . إلا أنه فى الشيلم الشتوى فإن إنتاج B يُثبط ولكن هذا التثبيط لا يكون كلياً أو مطلقاً ، حيث يتراكم عند معدل قليل مع نمو النبات ، والتعرض للدرجات الحرارة المنخفضة يسرع من إنتاج B فى الشيلم الشتوى .

وقد قدمت برفس Purvis سببين عن سبب اعتقادها أن B تتراكم حتى تحت تأثير درجات الحرارة العادية . السبب الأول هو حدوث التزهير تحت تأثير الإضاءة المستمرة بالرغم من غياب المعاملة بالبرودة . والثانى أنه بالرغم من أن الأنواع التى تُظهر احتياجات مطلقة للارتفاع (على سبيل المثال السكران) بمجرد ارتفاعها سوف تظل كما لو كانت النباتات قد وضعت تحت تأثير فترة ضوئية تعاقبية غير مناسبة . وهذا يعنى أن وجود B ثابت ودائم حتى يعاد وضع النبات تحت تأثير الفترة الضوئية التعاقبية المناسبة ولا يتم تخفيفه (diluted) بالتمو الحضرى والذى يأخذ طريقه خلال وقت تعريض النباتات إلى الفترة الضوئية التعاقبية غير المناسبة . قد لوحظ وجود B فى الشيلم بواسطة بيرفس (51) Purvis ، وفى السكران بواسطة لانج وميلشرز Lang and Melchers (39) . وفى الحقيقة قد أُقترح أن B بمجرد إنتاجه بالارتفاع يتزايد بدون مزيد من المعاونة والمساعدة من درجة الحرارة المنخفضة .

والتفاعل من B إلى C إلى D يخضع لسيطرة الفترة الضوئية . والتفاعل من B إلى E (مركب تكوينى ورقى) ، هو نهار محايد (day-neutral) ويحدث عند المعدلات المثلث عندما يُمنع أو يثبط التفاعل من B إلى C . وفى التخطيط الذى وضعته برفس Purvis فإن D توضح هرمون التزهير أما C فهى المركبات الوسطية التى تستطيع إنشائية الأطوار الأولى فى إنشائية الأزهار . فى الشيلم الربيعى أو فى الشيلم الشتوى المرتفع فإنه يوجد تراكم على B . وتحت تأثير الإضاءة المستمرة فإن B تكون بطيئة فى التحول إلى C ، والتى تعنى تحولها السريع إلى D ، أى هرمون التزهير . وباستمرار سحب C لتكوين D تحافظ

(1) |نهار محايد day-neutral يعنى أنه لا يوجد تأثير لطول الفترة الضوئية اليومية وكلمة day هنا لا تعنى اليوم الذى يتعاقب فيه الليل مع النهار والذى يتكون من ٢٤ ساعة ولكن المقصود هنا هو طول النهار وقد سبق شرح هذا الموضوع فى فصل سابق .

وتجعل تفاعل B إلى C إلى D سائر ، بالرغم من وجود الاستمرارية في الإضاءة غير المرغوب فيها على تفاعل B إلى C . وأخيراً فإن D تصل إلى المعدل الحرج وينتج الإزهار .

تحت ظروف النهار القصير فإن تفاعل C إلى D يُثبط ، وبالتالي تدفع التفاعل العكسي ، C إلى B إلى E إلى الحدوث وتحفظ النبات تحت الحالة الخضرية . وهذه الحالة سوف تظل حتى التفاعل المثبط C إلى D وفي النهاية تنتج الكمية الحرجة من D اللازمة لإنشائية منشآت الأزهار . وتحليل هذا التخطيط سوف يُظهر لماذا الشيلم الربيعي هو نبات نهار طويل ولماذا الشيلم الشتوي المرتفع يشابهه .

بعض الأوجه الأكثر أهمية في دراسة الارتباط في الشيلم والسكران والنباتات التي لها ارتباط بهذا الموضوع هي : مكان الارتباط site of vernalization ، وتبعية الارتباط على درجة الحرارة وفترة التعرض dependence on temperature and duration of exposure ، وانتقال الارتباط بتجارب التطعيم transmission of vernalization by grafting ، وعامل العمر age factor ، وانعكاس الارتباط devernialization ، وإحلال الجيريلين محل المعاملة بالبرودة substitution of GA for the cold treatment . وسوف نشرح هذه الأوجه بتفاصيل أكثر .

مكان الارتباط Site of Vernalization

التجارب التي أجريت على مختلف النباتات المحتاجة إلى البرودة والتي تضمنت السكران قد أوضحت بقوة أن مكان الارتباط هو مناطق النمو . وقد ظهر هذا بتجارب الحرارة المنخفضة على أماكن أجزاء النبات المختلفة في : الكرفس Celery (8) - البنجر (7) beets - والكريزنتيم (الأرولة) Chrysanthemum (57) . أوضح ميلشرز Melchers نتيجة لتجاربه على تطعيم سلالتا السكران الحولية وذات الحولين أن قمة الساق apex هي جزء النبات المستجيب بصفة أساسية للمعاملة بالبرودة (46, 47) . يبدو أن قمة الساق هي المكان المترك للارتباط ، حيث ينتقل المُحفز stimulus إلى الأجزاء الأخرى من النبات . وجد شواب Schwabe (57) في الكريزنتيم أن حفظ القمة تحت

ظروف الحرارة المرتفعة وبقى النبات إلى البرودة فإن النتيجة هي عدم التزهير . بالإضافة إلى ذلك فقد لاحظت بيرفس (51,52) Purvis أن القمم المقطوعة dissected apices والمنفصلة عن الأجنة المنقوعة والمتشربة للسكروز والمعادن يُمكن ارتباعها .

وجد فيلنسيك Wellensiek أن القمم النامية هي المكان الوحيد المُدرك للارتباع والتي تصدى له فقد أوضح هذا العالم أن كلا من الأوراق والجنور المفصولة من نبات الليوناريا (*Lunaria biennis*)^(١) لها القدرة على أن ترتبع (67,68) ، فلو أن هذه الأجزاء المفصولة قد أُمدت بالبرودة فإن النباتات التي تتكون من هذه الأجزاء المفصولة سوف تزهر . وقد استنتج فيلنسيك Wellensiek من تجاربه أن تقسيم وفصل الخلايا ضروري لإدراك الارتباع وليس هناك أهمية للمكان المدرك للارتباع . والبيانات الأحدث التي حصل عليها فيلنسيك Wellensiek (69) على الارتباع للأوراق المفصولة قد دُوت في جدول ٢٢ - ١ . ولا بد أن نتذكر ونذكر مدة المعاملة بالبرودة وعمر الورقة حيث أنهما عاملين هامين في الاستجابة للتزهير .

جدول ٢٢ - ١ . النسبة المئوية للإزهار على النباتات المتكونة من العقل الورقية لنبات الليوناريا (*Lunaria biennis*) والمأخوذة من الأمهات لحمسة أعمار بعد المعاملة بالبرودة خلال خمس فترات. مصدرها : Source: From S.J. Wellensiek. 1964. Dividing cells as the prerequisite for vernalization. *Plant Physiol.* 39: 832.

عمر نباتات الأمهات (بالأشباع)	المعاملة بالبرودة (بالأشباع)				
	0	8	12	16	20
6	0	0	0	0	3.6
8	0	0	0	0	21.4
10	0	0	0	7.1	25.0
12	0	0	12.5	40.7	40.6
14	0	0	7.5	18.4	40.0

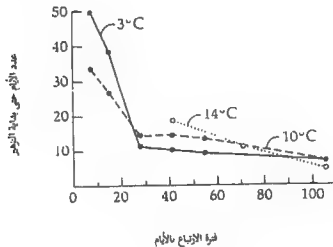
(١) يتبع هذا النبات العائلة الصليبية Cruciferae (العائلة الخردلية Brassicaceae) واسم النبات الإنجليزي Moon wort وربما يمكن تعريبه عربيا بكرب القمر ذو الحولين حيث أن كلمة Luna تعنى القمر أما *biennis* فهي تعنى ذا الحولين وهو من نباتات الزينة .

الاعتماد على درجة الحرارة ومدة التعرض

Dependence on Temperature and Duration of Exposure

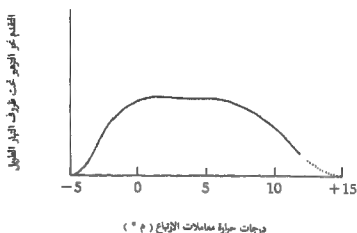
أوضحت أبحاث Lang (36) على السكران عن وجود علاقة بين درجة الحرارة ومدة التعريض وتأثير هذه العلاقة على كفاءة الارتباع . فقد عُرِضَ السكران ذو احتياجات البرودة لدرجات حرارة مختلفة تراوحت ما بين 3°C إلى 17°C م لفترات متباعدة من الوقت . ثم أُعْطِيت النباتات بعد ذلك فترة الإضاءة التعاقبية المحيطة للإزهار عند درجة حرارة 23°C م حتى حدوث بداية التزهير . وقد رت كفاءة المعاملة بالارتباع بعدد الأيام حتى التزهير بعد المعاملة .

فقد وجد لانج أن جميع درجات الحرارة من 3°C م حتى 17°C م فعالة لو أن فترة الارتباع ١٠٥ يوم حيث تنشأ الأزهار في خلال ثمانية أيام . إلا أنه لو قُصرت فترة الارتباع إلى ١٥ يوم ، فإنه يلاحظ تأثيرات مختلفة تختلف بدرجات الحرارة . وتحت هذه الظروف فإن درجة الحرارة 10°C م خلال فترة ١٥ يوم ارتباع هي أكثر المعاملات تأثيراً ، حيث تحتاج إلى ٢٣ يوم لبدأ تكوين الأزهار ولو أُطِيلت فترة الارتباع إلى ٤٢ يوم فإن أكثر درجات الحرارة فعالية قد وُجدت من 3°C م إلى 6°C م ، وبالتالي يلزم عشرة أيام لبداية التزهير . شكل ٢٢ - ٢ يوضح هذه العلاقات .



شكل ٢٢ - ٢ : العلاقات المتبادلة بين درجات الحرارة وزمن التعريض على إسرار التزهير في السكران
(*Hyoscyamus niger*)

درس هانسل Hänsel (20) تأثير الارتباع لمدى واسع من درجات الحرارة تتضمن درجات حرارة أقل من التجمد على نبات الشيلم الشتوى *Petkus winter rye* ، فقد وجد فشلاً للارتباع عند درجات حرارة أقل من -4°C ، ولكن من هذه الدرجة حتى 14°C م ينجح الارتباع . ودرجات الحرارة من 1°C م إلى 7°C م متساوية في كفاءتها في تقصير عدد الأيام اللازمة للإزهار . ويوجد هبوط سريع في معدل الارتباع عندما تزداد درجة الحرارة عن 7°C م حتى 15°C م . شكل ٢٢ - ٣ يوضح هذه العلاقات .



شكل ٢٢ - ٣ : تأثير درجة الحرارة على ارتباع الشيلم الشتوى .

عن : H. Hänsel, 1953. Ann. Bot. 17: 417.

من هذا الشرح ومن أشكال ٢٢ - ٢ ، و ٢٢ - ٣ يمكننا بوضوح أن نرى أن الاستجابة للتزهير نتيجة للارتباع تعتمد على درجات الحرارة المستخدمة ومدة فترة التعريض للارتباع . والفاعلية القصوى للربط بين درجات الحرارة وفترة التعريض للحصول على أعلى استجابة قد قدرت لكل نوع نباتي .

تجارب التطعيم Grafting Experiments

أوضح ميلشرز Melchers (46, 47) على نبات السكران وضوح انتقال المحفز الارتباعي (vernalization stimulus) عبر منطقة اتصال التطعيم graft union . ولو أن الجزء النباتي

(ورقة أو ساق) للسكران المرتبوع قد طُعِمت على نبات سكران غير مُرتَبِع فإن الأخير يزهر . والسؤال هنا هل هذا انتقال لهرمون التزهير (florigen فلوريجين) من المانح إلى المستقبل أو انتقال مادة ما تنتج كنتيجة للارتبوع . إلا أن هرمون التزهير (الفلوريجين) قد أُستبعد كنتيجة للتجارب الإضافية التي أجراها ميلشرز ولانج Melchers and Lang والتي بينها وأوضحها لانج lang (37) . لو أن نبات السكران غير المرتبوع قد طُعِمَ إلى نبات الدخان صنف ماريلاند ماموث Maryland Mammoth فإن السكران يزهر سواء استقبل نبات الدخان الدورة الضوئية المحثة photoinductive cycle أم لم يُمد بها . والسكران كمستقبل في هذه التجربة يستقبل المُحفز من نبات الدخان ، والتي تقود إلى التزهير . وهذا المُحفز لا يمكن أن يكون هرمون التزهير (الفلوريجين) حيث أنه ينتقل من نباتات الدخان التي عرضت للوراث ضوئية تعاقبية غير محثة بجانب دورات ضوئية محثة . ولما كان نبات الدخان نبات ليس له احتياجات برودة فإن المحفز أو المادة [الفيرنالين (الارتباعين) Vernalin] التي تُنتج بالارتبوع لا بد أن توجد في غياب المعاملات بالبرودة . هذه التجارب التي قدمها ميلشرز ولانج Melchers and lang لا بد أن تُقدم بعض الإيضاحات عن وجود وبقاء « الارتباعين » "vernalin" ، إلا أن أمثلة المؤثر الارتباعي vernalization induction من المانح إلى المستقبل قليلة العدد . بالإضافة إلى أن الارتباعين vernalin لم يستخلص بعد حتى في صورة خام ، وبالتالي ملاحظات وجود الارتباعين على الأقل في الصورة المتحركة mobile form يستند إلى قليل من التجارب .

عامل العمر Age Factor

المظهر الملحوظ لظاهرة الارتبوع هو العلاقة بين عمر النبات واستجابته للمعاملة بدرجة الحرارة المنخفضة . والعمر الذى عنده النبات يكون حساساً للارتبوع يختلف في مختلف الأنواع النباتية . على سبيل المثال في نباتات الحبوب (Cereals) فإن المعاملات بدرجات الحرارة المنخفضة المؤثرة ارتباعياً تكون على البذور المستنبئة وربما ترتبوع الأجنة على النباتات الأمهات أثناء إثمائية هذه الأجنة (38,54) . أوضح شينوهارا (60) Shinohara ارتباعاً جزئياً للبذور الناضجة للبسلة garden peas ، والقمح الشتوى ، والشعير ، والفول ، والفجل (Minowas radish) . وعلى النقيض من هذه النباتات فالعديد من النباتات المحتاجة إلى البرودة ، تحتاج إلى

فترة معينة من النمو قبل أن تكون حساسة للمعاملة بدرجات الحرارة المنخفضة . على سبيل المثال فإن سلالة السكران ذو الحولين لا بد أن تكون في طور التورد والتي تستكمل عندما يكون عمر النبات عشرة أيام على الأقل من النمو قبل أن تكون حساسة للارتباع . في الحقيقة أوضح ساركار Sarkar (56) أن ذروة الحساسية لا تكتمل حتى يكون عمر نبات السكران ٣٠ يوماً من النمو . وفي النباتات الأخرى تعتمد الحساسية للارتباع على عدد الأوراق المنتجة . على سبيل المثال في نبات أويونثيرا *Oenothera*^(١) (آذان الدب) لا بد من وجود على الأقل من ست إلى ثمانى أوراق للنبات حتى يكون الارتباع مؤثراً (4) وفي كرنك بروكسل Brussels sprouts لا بد من وجود ثلاثون ورقة على الأقل (66) .

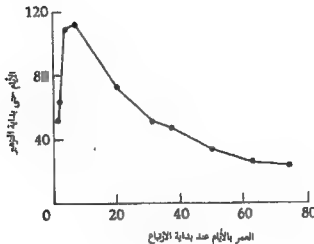
والاصطلاح الإنضاج - للتزهير ripenes- to flower أول من أطلقه هو كلييس (30) Klebs في عام ١٩١٣م وقد استخدم أخيراً للدلالة عن الوقت الذى يكون فيه النبات حساساً للفترة الضوئية ، ويمكن إطلاقه أيضاً في دراسات الارتباع . نفس النباتات المحتاجة إلى البرودة فإن طور الإنضاج - للتزهير يصل عندما تكتمل احتياجاته للبرودة ، وامتداد نموه الخضرى مثل تكوين حد أدنى من الأوراق أو العقد تستخدم في العادة لتحديد وتقدير هل النبات قد وصل أو لم يصل إلى طور الإنضاج - للتزهير .

واحتياج الوصول إلى كمية معينة من النمو الخضرى تُرجح تراكم بعض العوامل (ربما مُستقبل المنشط الارتباعى) اللازمة للوصول إلى حالة الاستجابة . وحقيقة أنه في العديد من النباتات لا بد من ضرورة وجود حد أدنى من الأوراق تؤكد هذه الفكرة حيث أن تمثيل معظم المركبات الموجودة في النبات تبدأ وتنشأ من عملية التمثيل الضوئى . أما في النباتات التي يمكن أن تُرتبع بذورها (مثل نباتات الحبوب) فإن مادتنا الافتراضية هذه لا بد أن تكون موجودة بكميات كافية ، إما عن طريق منحها من النباتات الأم أو تتخلق أثناء إثمائية الجنين وهو على النبات الأم .

(١) يبيع هذا النبات العائلة Onagraceae ويعرف اسمه الانجليزي بـ Evening- prim rose وقد يهرب اسم النبات عربياً بزهره ربيع - المساء أو نبات آذان الدب - وفي الواقع فإن ترجمة الاسم العلمى لهذا النبات (Oenothera) فهي كلمة يونانية تعنى ذا رائحة النبيذ wine- scenting وهذه التسمية تطلق على النباتات الغير معروفة .

دراسة الحساسية للارتجاع في نبات الأرابيدوبسيس^(١) (*Arabidopsis thaliana*) خلال أطوار النمو المختلفة قد أوضحت نتائج شيقة (20) ، حيث أن بذور هذا النبات حساسة جداً للارتجاع ، وحيث تتناقص هذه الحساسية كلما تقدم إنباء البذور حتى تصل إلى أدنى حساسية في الأسبوع الثاني من إنباء البذرة . وكلما تقدم نمو النبات يوجد تغير ملحوظ في الحساسية للمعاملة بدرجات الحرارة المنخفضة . حيث تتزايد الحساسية مع التقدم في العمر . شكل ٢٢ - ٤ يوضح هذه العلاقة .

وربما تُعزى الفقد في الحساسية في هذا النبات في المراحل المبكرة من النمو إلى نقص واستنفاد الغذاء المُخزن في البذرة . والزيادة في الحساسية ترتبط بالزيادة في الكربوهيدرات كنتيجة لنشاط التمثيل الضوئي .

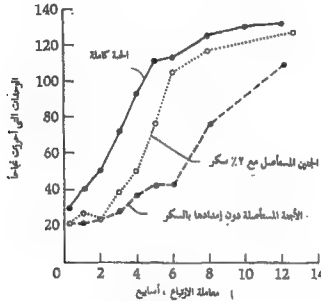


شكل ٢٢ - ٤ : حساسية نبات الأرابيدوبسيس (*Arabidopsis thaliana*) للارتجاع خلال أطوار فترات النمو المختلفة .

عن : From K. Napp-Zinn, 1960. *Planta* 54: 409.

(١) يتبع هذا النبات العائلة الصليبية (Cruciferae) أي العائلة الخردلية (Brassicaceae) ويعرف بعض أنواعه في مصر باسم « سليخ أو سليخ » وبهذه المناسبة فإن كلمة *Arabidopsis* فهي تعني العربي ، وبهذه المناسبة لم تُدرس عملية الارتجاع على العديد من نباتات العائلة الخردلية التي تنمو برياً في الوطن العربي وهذه العائلة غنية بالنباتات الارتجاعية .

والملاحظات الإضافية عن اشتراك الكربوهيدرات في عملية الارتباع قد ظهرت جلياً بارتباع أجنة الشيلم الشتوى (54). حيث أن فصل الأجنة عن الإندوسبرم (المواد الغذائية المخزنة التي تمد الجنين باحتياجاته الغذائية أثناء الإنبات) وإمدادها بالسكروز (سكر القصب) والمغذيات المعدنية أنتجت نباتات سليمة جيدة، ومثل هذه الأجنة تحت هذه الظروف يمكن ارتباعها. إلا أن الارتباع يُعاق ويثبط إذا حُرمت الأجنة من المادة الكربوهيدراتية (53) (أنظر شكل ٢٢ - ٥). وكما أوضح Purvis (53) فهذا لا يعنى أن السكريات هي المواد الوحيدة التي تسرع من عملية الارتباع، حيث وجد أن الكربوهيدرات الأقل تحركاً وانتقالاً للجنين (مثل الهيميسيلولوز hemicellulose) ربما تُجلب للاستخدام. وبالرغم من أنه لم يثبت حتى الآن فكرة أن الكربوهيدرات تستهلك أثناء عملية الارتباع، إلا أن الكربوهيدرات في الحقيقة أساسية لهذه العملية.



شكل ٢٢ - ٥ : نجاح وتقدم الارتباع مع الزيادة في زمن المعاملة بالارتباع.

From O.N. Purvis, 1961. The physiological analysis of vernalization. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 16:67 Berlin: Springer.

انعكاس الارتباع (أى إبطال الارتباع) Devernalization

قد رأينا في شرحنا السابق عن التأقت الضوئى أن تحفيز الإزهار بالضوء الأحمر يمكن أن يُبطل بالإشعاع الأحمر البعيد، حيث أنه بمجرد أن يُستقبل المحفز المنطلق والمُنْبَق عن الضوء الأحمر البعيد يُزال هذا المحفز بمجرد تعريض النبات للضوء الأحمر البعيد، وكذلك أيضاً يمكن أن يُبطل المحفز الناشئ عن الارتباع^(١). هذا الإبطال ربما يعقب

(١) لا يعنى هنا أن الضوء الأحمر البعيد يُبطل الارتباع ولكن الحرارة المرتفعة تُبطل تأثير الارتباع للنباتات المرتبعة أى إذا تعرض النبات المرتبع للحرارة المرتفعة أو بالتجفيف والمقصود هنا أنه كما يحدث انعكاس وتضاد للتأقت الضوئى - يحدث أيضاً تضاد وإبطال لتأثير الارتباع على النباتات المرتبعة.

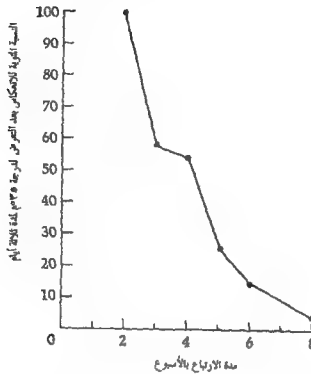
ويصاحب الحبوب المُرتَبعة للشيلم الشتوى وذلك بتجفيف الحبوب المرتبعة وتخزينها وحفظها لعدة أسابيع تحت ظروف الجفاف ، ويمكن أن تستعيد هذه الحبوب الموضوعة تحت هذه الظروف ارتباعها إذا ما استمر وضعها تحت ظروف الجفاف لمدة لا تزيد عن ست أسابيع أما إذا طالت مدة حفظ هذه الحبوب المرتبعة تحت ظروف الجفاف لمدة ثمانية أسابيع فينعكس ارتباعها بالكامل ولا يعاد ارتباعها إطلاقاً (16) .

وأكثر العوامل الفعالة في إبطال الارتباع هى درجة الحرارة المرتفعة ، فقد تم تسجيل عدة حالات لتأثير درجة الحرارة المرتفعة التى تعقب الارتباع والتى تزيل وتبطل تأثير المعاملة بالبرودة . وفى الحقيقة عند إبدال الحرارة المرتفعة بالحرارة المنخفضة خلال فترة الارتباع تُضعف من الاستجابة للارتباع .

قد أوضحت الأبحاث المبكرة الأولى عن انعكاس وإبطال الارتباع فى القمح أن تأثيرات الارتباع يمكن أن تزال بالكامل لو أُعْقب فى الحال تعريض الحبوب المرتبعة لدرجة حرارة مرتفعة تقترب من ٥٣٥ م . إلا أن مدة التعرض للارتباع تؤثر على انعكاس الارتباع الناشئ من الحرارة المرتفعة حيث وجد بيرفس وجريجورى (55) Purvis and Gregory إن انعكاس وإبطال كامل للارتباع (تحت ظروف الحرارة المرتفعة - ٥٣٥ م لمدة ثلاث أيام) إذا كانت فترة التعرض للارتباع فى حبوب الشيلم الشتوى وجيزة ، وكلما زادت فترة التعرض لظروف المعاملة بالارتباع فيؤدى ذلك إلى الزيادة فى ثبات النبات للارتباع ويقل التأثير المثبط للحرارة المرتفعة التى تعقب عملية الارتباع (أنظر شكل ٢٢ - ٦) .

يتم انعكاس وإبطال الارتباع فى سلالة السكران ذات الحولين وذلك بتعرض النباتات المرتبعة لدرجة حرارة مرتفعة قد تصل إلى حوالى ٥٣٥ م لفترة من الوقت حيث تزيل بالكامل تأثير الارتباع (39) . إلا أن انعكاس وإبطال الارتباع غير ممكن إذا ما تعرض السكران المرتبوع لدرجة حرارة ٥٢٠ م لفترة من ثلاث إلى أربع أيام .

من الممكن إعادة الارتباع إلى العديد من النباتات التى أبطل ارتباعها بدرجات الحرارة المرتفعة . على سبيل المثال إذا ما أُرتبعت نباتات الشيلم الشتوى وبنجر السكر والأرايدوبسس والسكران ... إلخ والتى أبطل ارتباعها فإنها سوف تستعيد مرة أخرى تأثيرها الارتباعى .



شكل ٢٢ - ٦ : تدرج ونجاح التقديم نحو نبات الإزجاع للشيلم الثمرى بالحرارة وذلك بزيادة فترة المعاملة الإزجاعية
From O.N. Purvis and F.G Gregory. 1952. Ann. Bot 16:1. عن

إحلال الجبريلين محل المعاملة بالبرودة

Substitution of Gibberellin for Cold Treatment

تناولنا بالشرح في الفصل السابق تأثير الجبريلين على « الحَنَبطة » «bolting» والتزهير في النباتات « المتوردة » rosette plants . وقد ذكرنا أيضا أن إحلال الجبريلين محل درجات الحرارة المنخفضة يمكن ملاحظته وإدراكه بين النباتات المتوردة مثل السكران . إلا أن معاملة النباتات المتوردة بالجبريلينات ربما تؤثر فقط في استطالة سيقانها ولا تؤثر على تزهيرها . إلا أنه بطريقة غير مباشرة ربما تشجع الجبريلينات تحرر وإنطلاق العوامل المؤدية إلى تكوين الأزهار . ويجب أن ننوه هنا إلى أن الجبريلين يعجز ويفشل في أن يحل محل احتياجات البرودة اللازمة لتزهير النباتات « ذات السيقان » «Caulescent plants» .

العوامل الأخرى المُعدِّلة لعملية الارتباع

Other Factors Modifying vernalization Process

طالما أن عملية الارتباع تعتمد في الغالب على تتابع وتعاقب الخطوات الكيموحيوية والتي تقود إلى إنتاج المادة الفعالة ، فلا بد أن نتوقع أن وجود الماء والأوكسجين لا يمكن الاستغناء عنهما في ارتباط البذور - حيث الماء يلزم لتنشيط الإنزيمات الموجودة في البذرة - وأما الأوكسجين فيلزم لانطلاق الطاقة التنفسية .

الماء Water

من المستحيل ارتباط البذور الجافة ما لم تشرب البذور بعض الرطوبة . فقد أوضحت بيرفس Purvis (54) أنه لا بد من توفر رطوبة كافية لكي تبدأ ظهور البوادر الأولى والمبكرة لعملية الإنبات المرن^(١) . فقد وجدت في الشيلم الشتوى أن الماء المتشرب لا بد أن يعادل ٥٠٪ من الوزن الكلى للبذور الجافة كي يحدث ارتباط كافى .

الأوكسجين Oxygen

لا تستجيب الحبوب المحفوظة في جو من النتروجين النقى للمعاملات بدرجات الحرارة المنخفضة بالرغم من إمدادها بالماء الكافى (16) . وعلى الرغم من أن الاحتياج للأوكسجين يكون بتركيز منخفض إلا أنه ضرورى . والأوكسجين أيضاً ضرورى لارتباع جميع النباتات مثل السكران ، وللتفاصيل أنظر الاستعراض العلمى الذى قام به شوارد Chouard (5) . ويبدو أن التنفس عامل ضرورى في عملية الارتباع . وهذا الاستنتاج قد أُيدَ بالتجارب التى أجريت عن تأثير مثبطات التنفس على الارتباع . فقد وجد أن استجابة القمح الشتوى للارتباع قد قلت لدرجة ملحوظة باستخدام هذه المثبطات (6) .

وعلى الرغم من أن العامل الأساسى في عملية الارتباع هو درجة الحرارة المنخفضة ، إلا أنها غير مؤثرة في غياب الأوكسجين ، والماء والإمداد الكافى من الكربوهيدرات

(١) هذه المرحلة المبكرة من الإنبات قد تعرف بين المزارعين في مصر بمرحلة أفتلّسين أى ظهور جزء بسيط من الجذير الإبتدائى الأولى .

اللازمة لعمليات التنفس . وبمجرد ارتباع النبات ، فرما يُبطل الارتباع بالحرارة المرتفعة ، وفي بعض الأحيان يُرتبع بتعرض آخر للحرارة الباردة .

وكما هو الحال في التأقت الضوئي فمزال أمانا الطريق طويل لكى نصل إلى تفهم عملية الارتباع . فمعالجة الجانب الفيزيقي الذى يؤدى إلى ارتباع النبات قد تم المجازة في معظم جوانبه ، أما الدراسات الكميوقية لهذه العملية فمازالت متكاسلة وقليلة . وتفهم آلية (ميكانيكية) إدراك النبات لمحفز البرودة والتعرف على المحتويات المشتركة في تعاقب وتتابع التفاعلات التى تؤدى إلى تخليق المركبات النشطة ما زالت تمثل مشكلة وتحتاج إلى المزيد من الدراسات والدور الكميوقى للجبريلين والارتباعين (الفيرنالين Vernalin) وهرمون التزهير (الفلوريجين florigen)^(١) تحتاج جميعها إلى إيضاحات .

تحمل النباتات للبرودة Cold Tolerance of Plants

فطن العلماء منذ فترة أن تخفيض درجة الحرارة وتقصير الفترة الضوئية تؤثرا على التغيرات الأيضية في النباتات والتي لها خاصية التحكم الوراثي في القدرة على التقسية (harden) أى تظهر وتنمى تحمل النبات للبرودة (Cold tolerance) . وبدون شك فإن عملية التقسية هذه تؤمن حياة النبات خلال فترة الشتاء . وكما أوضح هودجسون (23) Hodgson الذى قال « أنه من المعقول والصواب أن نفترض أن الانتخاب الطبيعي selection natural لا بد أنه اشترك في توليد وبناء يمكن أن يعمل عليه في إعطاء إشارة وتحذير مبكر عن قُجوم وشيك الحدوث للحرارة المنخفضة^(٢) ، والاستجابة للتغيرات الموسمية في الفترة الضوئية منطقياً هى تلك الإشارة التحذيرية . » وبالتأكيد استقبال هذه التغيرات في الفترة الضوئية وظهور وتولد تحمل البرودة ذو أهمية كبيرة في العديد من الأنواع النباتية . على سبيل المثال في البرسيم الحجازي alfalfa فإن الأصناف المحتملة البرودة هى نباتات ذات نهار طويل في إزهارها أما الأصناف الحساسة للبرودة من البرسيم الحجازي فهى نباتات محايده للفترة الضوئية (day-neutral) (24) . وحقيقة أخرى هامة ألا وهى أنه بمجرد ابتداء تكوين المحفز على تحمل البرودة الناشئ عن تقصير الفترة الضوئية (59, 27) . وزيادة على ذلك فإن اصطلاح تحمل البرودة لا بد أن ينتج من ابتداء التغيرات الأيضية التى تقع بعد الاستحثاث بالعوامل البيئية .

(١) جميعها ما زال يعتبر افتراضا نظريا حتى الآن ولم يُحصل أو يستخلص أى منها .

(٢) المقصود بها شعور النبات بقُجوم فصل الشتاء ذو الحرارة القاسية قبل مجيء الشتاء .

تحمل البرودة والتمو والمكونات الأيضية

Cold Tolerance, Crowh, and Metabolic Components

استجابة النباتات الحساسة للتغيرات في الفترة الضوئية تترجم إلى نقص في معدل التمو ، حيث يكون التناسب عكسي مع ظهور وإتمام التحمل للبرودة (20, 40) . إلا أنه بناء على ما قدمه بعض الباحثين فإن النقص في نمو المجموع الخضري الهوائى بالتالى لا يُكوّن الإحتياجات للتقسية (9, 58) ومع ذلك فإن التغيرات الملاحظة في معدل التمو وطبيعة بعض النباتات خلال التقسية تعكس التحورات الأيضية والتي يرجع أنها مرتبطة ارتباطاً وثيقاً بظهور وإتمام التحمل للبرودة . وقد اقترح سيمينوفتش وبريجس (62) Siminovitch and Briggs أنه لكي يكون لأى مكون أيسى علاقة مباشرة بتحمل البرودة ، فلا بد أن يكون مستوى مثل هذا المكون مرتبط بإثمائية وظهور وفقد تحمل البرودة .

الليبيدات (الدهون Lipids)

اكتشف العلماء زيادة في عدم تشبع وزيادة في تركيز الأحماض الدهنية ، وتغيرات في الليبيدات المعقدة خلال نمو مختلف النباتات تحت ظروف الحرارة المنخفضة (11, 13, 17, 21, 35, 65, 70) . والتغيرات الملحوظة في الليبيدات عند درجات الحرارة المنخفضة ترجع حدوث تغيرات في الأغشية الخلوية . فقد اقترح بعض الباحثين أن زيادة النفاذية من خلال تغيرات الليبيدات والتغيرات الأخرى تستحث وتزيد من إعادة توزيع الماء بين وداخل الخلايا . والحالة الأخيرة ذات أهمية قصوى في إثمائية التحمل للبرودة .

الكربوهيدرات Carbohydrates

درس الباحثون دور الكربوهيدرات في تحمل البرودة بتفاصيل كبيرة (1, 24, 27, 33, 65) . فالسكروز له ضلع كبير مع هذه الظاهرة (1, 24) . فهو مع السكريات الأخرى يعمل كحامى as protectant والتي تعمل في الحال على تكوين روابط هيدروجينية ، وربما يكون لهما أهمية في بقاء وتركيب وعمل ونشاط وكإل وصحة البروتينات (الجليكوبروتين glycoproteins) ضد فعل التجمد المدمر لطبيعة البروتين (denaturation) . والسكريات تعمل أيضاً كمصدر هام للطاقة للعديد من النشاط الأيضى وكمنظمات أزموزية Osmoregulators والتي يُعتقد أنها ضرورية في إظهار وإتمام التحمل للبرودة .

الأحماض النووية Nucleic Acids

تختلف الأحماض النووية الـ RNA, DNA كيمياً مع التقسية للبرودة (25, 29, 41, 58, 59) ، وقد افترض سيمينوفتش وزملاؤه Siminovitch and Colleagues (63) أن الزيادة في الـ RNA خلال التقسية هي خطوة أساسية في ميكانيكية (آلية) الحماية للتقسية . وزيادة على ذلك فقد اقترح لي وويزر Li and Weiser (41) أن الزيادة في الأحماض النووية من المحتمل أن ترجع إلى التغيرات الأيضية وخاصة إلى الإنزيمات الضرورية واللازمة في تخليق المكونات الجدارية والتي تعتبر ذات أهمية جزئية في مقاومة درجات حرارة التجمد .

البروتينات Proteins

من بين جميع المكونات الأيضية التي تزيد التقسية فيبدو أن البروتينات لها علاقة وثيقة لتحمل البرودة وذلك من خلال وظيفتها وعملها المزدوج ، أولا كإنزيمات (1, 24, 28, 32, 33, 34, 40) وثانيا كعامل محتمل واق (22,64) . فقد أمدنا سيمينوفتش وبرجس (61) Siminovitch and Briggs بالدلالة الأولى عن علاقة البروتينات الذائبة soluble proteins بمقاومة وتحمل النباتات للبرودة ، فقد أوضحنا أن تركيز البروتينات الذائبة في الماء تزداد في القلف الحى living bark في شجرة الجراد الأسود black locust^(١) خلال الخريف كنتيجة لإتمام وظهور التحمل ومقاومة البرودة ثم تنقص في الربيع . ثم ظهرت بعد ذلك عديد من الدراسات نحو الإنزيمات المحللة للبروتين الذائب في عديد من النباتات المقساء (3, 13, 25, 27, 33, 58) (hardened) . على سبيل المثال فصل فاو وجنج Faw and (12) Jung البروتين الذائب المستخلص من أنسجة المجموع الهوائى وجذور النبات باستخدام أقراص الجل إلكتروليفوريسيز (disk gel electrophoresis) طريقة التحليل بالهجرة الكهربية أو الحمل الأيونى الكهربي (فقد لاحظا بروتين أكثر في النباتات المقساء (hardened) عن تلك غير المقساء . وقد أوضحنا أن بعض البروتينات المفصولة لها إرتباط بمقاومة وتحمل البرودة .

(١) من نباتات الأشجار الخشبية الأمريكية ويبيع العائلة البقولية Leguminosae والتي أصبح اسمها الآن Fabaceae نسبة إلى جنس الـ Faba أى العائلة البقولية إذا ما شتتا تعريبها واسم نباتا العلمى هو : Rabinia pseudoacacia نسبة إلى العالم الفرنسى Robin الذى عاش في القرن ١٦ ، ١٧ .

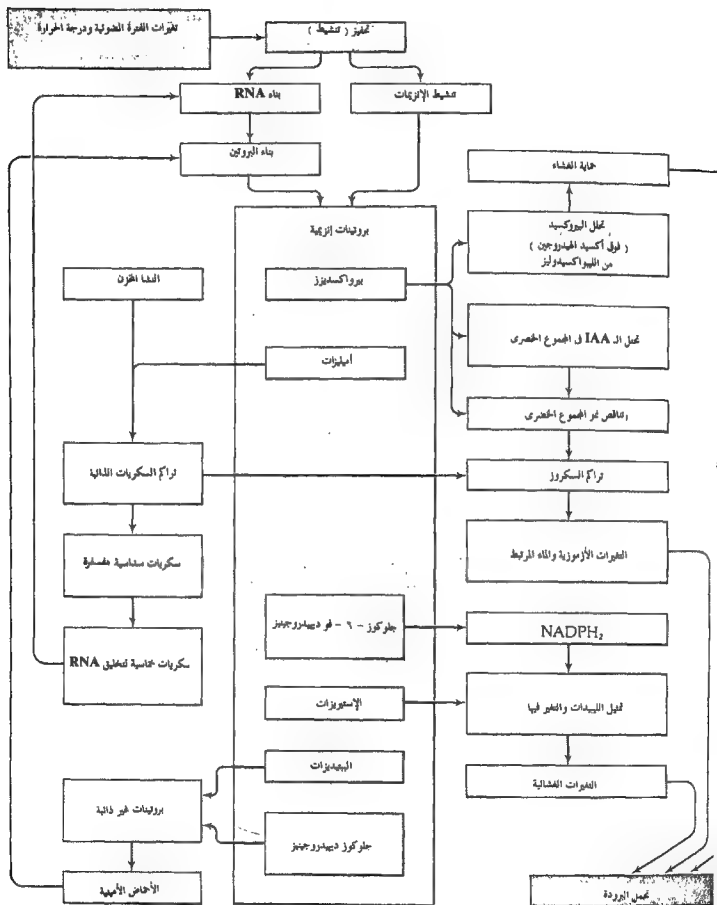
تحمل البرودة والنشاط الإنزيمى Cold Tolerance and Enzymatic Activity

الإنزيمات التى يبدو لها أن تلعب دوراً فى مقاومة وتحمل البرودة والتى ركزت عليها الدراسات هى : البير أكسيديزات peroxidases ، والبروتيازات proteases ، والببتيديزات peptidases ، والإستريزات esterases والإنفرتيزات invertases ، والأميليزات amylases ، وعديد من نازعات الهيدروجين (الديهيدروجينيزات dehydrogenases . أنظر شكل ٢٢ - ٧ الذى يمثل تخطيط حديث عن معظم الإنزيمات والوقائع والعمليات الأيضية المحتملة الاشتراك فى إظهار وإثراء مقاومة وتحمل البرودة . وهذا النموذج (الموديل modil) قد طُور بواسطة كراسنك وويذام وجنغ Krasnuk, Witham and Jung وذلك لإعطاء تصور عام للصور التى تختص بالعلاقة بين إنزيمات معينة والمركبات الأيضية بالنسبة لعملية مقاومة وتحمل البرودة .

وهذا التخطيط يوضح بصورة عامة عملية التحفيز التى تأخذ طريقها بعد استقبال النبات للتغيرات التى تحدث فى الفترة الضوئية وكذلك للتغيرات فى درجات حرارة البيئة . وكما ذكر فإن تفاصيل عملية التحفيز متفرقة ومتشعبة . إلا أنه طبقاً للنموذج فإن بداية عملية التحفيز تصاحب تنشيط الإنزيمات وتخليق البروتين . وتخليق البروتين يقود إلى البروتينات الإنزيمية الذائبة والتى تُصنع من الأحماض الأمينية والأخيرة ربما تنشأ من التحلل المائى للبروتينات غير الذائبة ، وهى إحدى بدايات عملية التحفيز . وسوف نرى الآن عديد من المسالك الأيضية والإنزيمات .

التحلل المائى للنشا Starch Hydrolysis

التحلل المائى للنشا واسع الانتشار فى النباتات خلال النمو عند درجات الحرارة المنخفضة ، والحرارة تتحكم فى الآلية التى تنظم التحلل المائى للنشا إلى سكر ويبدو أنها موجودة فى النباتات (464-34, 10) . وبسبب المعدل السريع لتحلل النشا خلال التعريض للحرارة المنخفضة ، فمن المحتمل أن الأميليزات amylases تنشط عند درجات حرارة التقيسة ، وهذه الإنزيمات غير فعالة تحت ظروف الصيف (10) . والسكريات الذائبة التى تنتج من تحلل النشا لا بد أن تزيد من المكونات المنتجة للطاقة أو فى زيادة إنتاج السكريات الخماسية اللازمة فى تخليق الأحماض النووية . ولا بد من وجود إنزيم ديهيدروجينيز dehydrogenase معين ويكون فعال ونشط فى هذه التحولات . وإحدى الأدوار الأكثر أهمية للسكريات هى وظيفتها وفعاليتها كمنظمات أزموزية osmoregulators . ونحن نعرف أن الماء يتحرك إلى الخلايا خلال التقيسة ، ومن المحتمل



شكل ٢٢ - ٧ : العلاقة بين إنزيمات ونواتج أيضية معينة وبين عملية مقاومة التحمل للبرودة .

أن يحدث ذلك كاستجابة في زيادة تدرج انحدار الجهد المائي (سالبية أكثر) . وبدون أدنى شك ، فإن السكريات تعمل بهذا القدر كمنظمات أزموزية من جهة بالإضافة إلى كونها مركبات رابطة للماء water-binding .

الإستيريزات Esterases

يعتقد أن الإستيريزات (محللات الأحماض الدهنية) ذات أهمية في تحويلات الأحماض الدهنية والدهن والتي تحدث أثناء التقسية (19) . وقد ظهر للباحثون تغيرات كمية في الإستيريزات في نباتات الصفصاف (Salix) نامية تحت ظروف التقسية . صورة واحدة من الإستيراز على وجه الخصوص قد وجدت فقط في العينات المقساء بالبرودة (18,19) . ومن النموذج (أنظر شكل ٢٢ - ٧) ، فقد لاحظنا أن الإستيريزات ربما تؤثر على الدهن والتغيرات الغشائية اللازمة والأساسية لمقاومة وتحمل البرودة .

البيرأكسيديزات Peroxidases

هذه الإنزيمات ربما تكون هامة بصفة خاصة وذلك لأن الباحثين قد لاحظوا تغيرات في البيرأكسيديزات فيما لا يقل عن تسع أنواع نباتية مختلفة نامية تحت ظروف تقسية البرودة (14, 18, 19, 42, 43) . وكما بينا في شكل ٢٢ - ٧ هذه الإنزيمات لها أهميتها بسبب دورها في تكسير وتحلل البيروكسيد الذي يتكون داخلياً في الأنسجة والمُتولد خلال التحلل التأكسدي للبييدات lipoxidalysis والذي يعنى معاكسة سلامة وصحة وكال الأغشية وبالتالي نفاذيتها . والبيرأكسيديزات تُظهر أيضاً نشاطاً في إنزيم أكسدة الـ IAA (IAA oxidase) ، والذي يمكن أن يكون له تأثيرات بتخليق الـ IAA والتخليق الحيوي للجنين .

يتزايد نشاط البيرأكسيديز مع مقاومة وتحمل البرودة في كلاً من النباتات التالية : جنود الرسيم الحجازي (14) ، والحى علم (الأسيّم) (Sedum) (43) ، وميشيل (Mitchella) (43) ، والصفصاف (Salix) (18) ، والقرنفل (Dianthus) (42) وأيضاً تُظهر مستخلصات البطاطس المقاومة للبرودة والقمح والنامية تحت ظروف حرارة تربة

(١) يتبع العائلة Crassulaceae وقد يعرف بالـ Orpine إنجليزياً.

(٢) يتبع العائلة Rubiaceae وقد سمي هذا الاسم نسبة إلى العالم الأمريكي النباتي Johan Mitchell الذي تولى عام ١٧٧٢ م .

منخفضة زيادة في نشاط البرأكسيديز (31) . وقد وجد روبرتس Roberts تغيرات كمية أساسية في البرأكسيديزات الأنيونية anionic peroxidases في القمح النامي تحت ظروف التقسية .

وقد وجد زيادة في نشاط إنزيم أكسدة الـ IAA (IAA oxidase) على الأقل في دراسة واحدة أجريت على بادرات القمح الشتوى النامية عند درجة حرارة ٥٢ م (2) . ولو كان هذا الطراز من النشاط سائداً في النباتات التي توضع تحت ظروف التقسية ، لذلك فإنه يمكننا أن نفسر النقص في نمو المجموع الخضري لهذه النباتات على أساس تحلل الـ IAA . والنقص في النمو الذي يعتقد أنه غير اساسى لمقاومة الحرارة المنخفضة (وذلك كما يراه جميع علماء النباتات ذو مَعْدَى من منطلق الطاقة والمركبات الأيضية والتركيب الاقتصادى .

والتعقيدات المتداخلة بين طول فترة الإضاءة اليومية ودرجة الحرارة خلال أواخر الصيف أو بداية الخريف يبدو أنها تشترك في التغيرات الأيضية الأساسية اللازمة لتحفيز مقاومة وتحمل البرودة . والأبحاث القديمة التي تناولت هذه المشكلة تضمنت الخواص الكيميوحيوية للنبات فقط عقب عملية التقسية . وربما تتضمن الأبحاث في المستقبل ديناميكية أكثر فاعلية عن طبيعة المحفز من بداية التحفيز حتى ظهور وإنمائية مقاومة وتحمل البرودة والتي سوف تعود إلى مزيد من تفهم تفاصيل طبيعة المحفز والخواص الأيضية والمورفولوجية اللازمة والأساسية في بقاء وثبات واستمرارية مقاومة وتحمل البرودة في النباتات . والتغيرات الإنزيمية والأيضية التي ترى في النباتات والتي تظهر وتُسمى مقاومة وتحمل البرودة ، تُوجد نظاماً وشكلاً للأنواع الأخرى من الإجهاد والتوتر الذي قد يتعرض له النبات مثل الجفاف drought والأضرار والأذى الناشئ عن التلوث pollution . والتعرف على فهم جميع أنواع الإجهاد والتوتر في النباتات بدأت تلعب دوراً هاماً ومفيداً في استمرارية تنمية زراعاتنا .

الأسئلة

- ٢٢ - ١ إشرح الميكانيكية (الآلية) المحتملة لإدراك درجة الحرارة في النبات الذى له قدرة على الازتباع .
- ٢٢ - ٢ ما هو الازتباعين (الفيرنالين) ؟ هل ينتسب إلى حمض الجبريليك ؟
- ٢٢ - ٣ ما الذى يعتقد أنه المكان الأولى والأساسى للازتباع في النبات ؟ إشرح إجابتك ؟
- ٢٢ - ٤ إشرح دور حمض الجبريليك في الازتباع .
- ٢٢ - ٥ إشرح العلاقة بين معدل النمو وإظهار وإنمائية مقاومة وتحمل البرودة في النباتات .
- ٢٢ - ٦ أذكر الأدوار الرئيسية لكل من الأحماض النووية ، والبروتينات ، والكربوهيدرات ، والليبيدات في مقاومة واحتمال النباتات للبرودة .
- ٢٢ - ٧ ما أهمية زيادة تخليق البروتينات خلال الأطوار الأولى لتحفيز مقاومة واحتمال النباتات للبرودة ؟
- ٢٢ - ٨ لماذا يكون تحلل الـ IAA هاماً في إظهار وتنمية مقاومة واحتمال النباتات للبرودة ؟
- ٢٢ - ٩ هل ظهور وإنمائية مقاومة واحتمال النباتات للبرودة خاصة يتم التحكم فيها وراثياً ؟ إشرح إجابتك .
- ٢٢ - ١٠ كيف يمكنك تقدير الظروف الأساسية اللازمة لاستحثاث مقاومة واحتمال النباتات للبرودة في نباتات تجريبية مختارة ؟ بين في تخطيط عام هذه الخطوات .

قراءات مقترحة

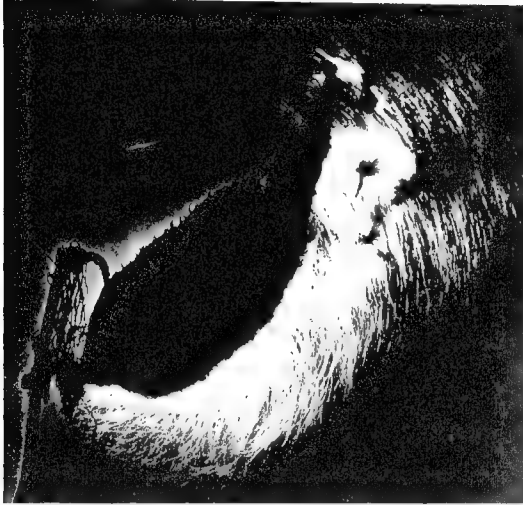
- Berry, J., and O. Björkman. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:491-543.
- Bixby, J.A., and G.N. Brown. 1975. Ribosomal changes during induction of cold hardiness in black locust seedlings. *Plant Physiol.* 56:617-621.
- Burke, M.J., L.V. Gusta, H.A. Quamme, C.J. Weiser, and P.H. Li. 1976. Freezing injury in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27:507-528.
- Graham, D., and B.D. Patterson. 1982. Responses of plants to low; nonfreezing temperatures: proteins, metabolism and acclimation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:347-372.
- Krasnuk, M., G.A. Jung, and F.H. Witham. 1975. Electrophoretic studies of the relationship of peroxidases, polyphenoloxidase and indoleacetic acid oxidase to cold tolerance of alfalfa. *Cryobiology* 12:62-80.
- Laidlaw, A.S., and A.M.M. Berrie. 1977. The relative hardening of roots and shoots and the influence of day length during hardening in perennial rye grass. *Ann. Appl. Biol.* 87:443-450.

الفصل الثالث والعشرون



السكون

Dormancy



قرن حشيشة اللبن^(١) Milkweed pod يطلق بذوره إلى هواء الخريف البارد .

Photo by Pat Little Courtesy of Centre Daily Times, State College, Pennsylvania.

(١) نبات حشيشة اللبن Milkweed يعرف أيضاً باسم Silk weed أى حشيشة الحرير واسم الجنس العلمى Asclepias, L. وينتمى العائلة Asclepiadaceae والتي تعرف باسم Milk weed Family أى عائلة حشيشة اللبن وقد يعرف اسم النبات بـ أسكليبيس وذلك النبات منتج للحرير الباقى الذى يغطى البذور - وتلك النباتات تفرز اللبن الباقى ومن هذا الافراز استمدت اسمها .



نحن نرى ونتخيل دائماً التشكل المورفولوجي للنبات ونموه كعملية مستمرة إبتداءً من الإنبات مروراً خلال الإزهار وينتهى بموت النبات ، تلك هى دورات حياة جميع النباتات والتي غالباً ما تتميز بتغيرات يتوقف فيها النمو مؤقتاً ، حيث تصبح تلك النباتات ساكنة quiescent ، إلا أنها مستمرة فى الحياة - ولكن نشاطها الأيضى الحيوى يكون فى أدنى معدلاته لدرجة أنه لا يمكن قياس هذا المعدل من النشاط الحيوى . تدخل النباتات أو أجزاء منها إلى حالة من [النشاط المؤجل] أو « النشاط المُعطل » ، وثَقُفَهُمْ هذه الظاهرة يكون ذا أهمية عظمى بالنسب لنا فى مجال الزراعة ، وفى مجالات أخرى تتضمن « مدى واتساع حركة انتقال «space travel» النباتات .

يستخدم علماء النبات فى العادة لإصطلاح [السكون] "dormancy" لوصف توقف النمو وإتمامية البذور (الأجنة - embryos) ، والبراعم buds وأعضاء نباتية أخرى تحت ظروف مواتية للنمو . ربما يتوقف النمو أيضاً نتيجة للظروف البيئية المعاكسة ، فالبذور على سبيل المثال لا تنبت تحت الظروف الجافة ، ولكنها تنبت فى الحال لو تشربت الماء . ربما يحدث التوقف عن النمو أيضاً بسبب وجود تركيز من مثبطات النمو ، أو قد يتوقف النمو بسبب وجود عامل ميكانيكى كوجود تراكيب مغلفة قوية متينة والتي لا تسمح بتمدد الجنين . وجود أغشية أو أغطية للبذور غير منفذة للماء أو الأوكسجين يمكن أن تجعل النمو فى حالة توقف تام . وأخيراً فالعديد من البذور والبراعم قد تحتاج إلى ظروف خاصة من الضوء والحرارة ، فخاصية السكون والتساقط لنباتات المنطقة المعتدلة الشمالية^(١) تمثل أمثلة جيدة لتنظيم النمو بالتأقت الضوئى والحرارة .

هناك تمييز بين توقف النمو الناشئ عن نقص إحدى العوامل البيئية الخارجية الضرورية لنمو « مثلاً الماء » وبين توقف النمو الناشئ عن العوامل الداخلية المُحددة . توقف النمو الناشئ عن نقص بعض العوامل الضرورية البيئية الخارجية يطلق عليه اسم الخمود « quiescence »^(٢) ، إلا أنه كما ذكرنا من قبل فإن العديد من البذور والبراعم تكون غير قادرة على النمو بالرغم من إمدادها بالماء وذلك بسبب المُحددات الداخلية internal limitation ، تلك الحالة الذى يُطلق عليها السكون dormancy (أو طور الراحة rest stage) ، ولما كانت النتيجة فى كلتا الحالتين أى فى كل من السكون الناشئ عن

(١) بالطبع لنصف الكرة الشمالى بصفة عامة .

(٢) Quiescence مرادف لكلمة Dormancy

العوامل الخارجية والعوامل الداخلية المحددة ، لذلك فإننا سوف نجمع بين الحالتين تحت التعبير العام [السكون] "Dormancy" .

التغيرات الموسمية في المناطق المعتدلة تقع في مدى حرارى يقترب من ٣٨° م في منتصف الصيف إلى أقل من التجمد في منتصف الشتاء . وبالتأكيد معظم النباتات لا تستطيع البقاء على قيد الحياة تحت ظروف حرارة الشتاء الباردة في حالة خضرية أو في حالة زهرية^(١) . لذلك فإن العديد من النباتات تدخل بذورها وبراعمها في حالة سكون في بداية الشتاء البارد ، وبالتالي تسمح تلك الحالة للنباتات بالمرور خلال الشتاء بالقليل أو بدون أى ضرر عليها . على سبيل المثال ، في مناطق الجيوب لكل من الولايات المتحدة وكندا ، فإن الإصابة بالشوفان البرى (حشيشة خطيرة) wild oat^(٢) المزعجة للمزارعين تعتبر من المشكلات الخطيرة وذلك بسبب قدرة الجيوب للعيش والبقاء في الشتاء القارص في حالة سكون ثم تنبت في الربيع التالى . وعلى النقيض من ذلك فإن العديد من بذور الحشائش الضارة لها فترة سكون وجيزة حيث تنبت في الخريف "fall" حيث تقتل في الشتاء القارص الشائع في المناطق الشمالية والغرب الأوسط^(٣) .

أهمية السكون للنباتات في المناطق الجافة القاحلة قد ظهر أخيراً ، فمن الملائم جداً لتلك النباتات أن يتم الإنبات والتمو خلال فترات سقوط الأمطار القصيرة نسبياً في تلك المناطق^(٤) ، فالبنور التى تظل في حيويتها ولكن ساكنة (لا تنبت) لها فرصة جيدة جداً للبقاء . فقد وجدنا مثلاً جيداً لأهمية السكون في تكيف وأقلمة النبات للمناطق الجافة القاحلة في الشجيرة الصحراوية المعروفة بالجوايول guayule^(٥) . وفي هذا النبات توجد

(١) أى لا تكون في حالة نشاط إثمائى .

(٢) إسمها العلمى L. (Avena fatua) تلك من الحشائش التى تنمو أيضاً في مناطق الجيوب العربية وقد تعرف هذه الحشيشة في مصر باسم الزمير وقد تعرف باسم قرطمان أو شعر خرطال في بعض البلدان العربية - بالطبع تختلف السلالات في هذا النبات البرى بين البلدان المختلفة ودور السكون هذا غير مدروس بين السلالات العربية البرية .

(٣) بالطبع يتحدث عن الولايات المتحدة الأمريكية - والشتاء القارص في الوطن العربى يوجد في العديد من البلدان خاصة في كل من سوريا ولبنان وشمال العراق خاصة المناطق المرتفعة - كما أن ليالى الشتاء في الوطن العربى ذات المناخ القارى « الصحراوية » شديدة وقارصة البرودة . والعديد من نباتات المنطقة العربية ذات سكون غير مدروس .

(٤) ما أكثر هذه المناطق في الوطن العربى .

(٥) الجوايول هو نوع من الأقحوان يتبع العائلة المركبة Compositae اسمه العلمى (Parthenum argentatum) استخدم منذ عام ١٩١٠ كمصدر ثانوى للمطاط ، يمكن أن ينمو اقتصادياً في العديد من المناطق العربية .

ما يشبه العُصافة chaff تغطي البذرة محتوية على مُثبط للنمو والتي تُسبب بقاء البذرة في حالة سكون^(١) . إلا أنه مع سقوط الأمطار الغزيرة فإنه يحدث تخفيض كافى لمُثبط النمو هذا مما يسمح بحدوث الإنبات .

بينما نتحدث عن دور السكون النافع ، والمفيد للنباتات فلا بد أن نذكر في هذا المقام أيضاً كيف أن أغطية البذور الغير منفذة للماء فعالة في المساعدة على بقاء النوع من الفناء . فبعض أنواع العليق Convolvulus والتي تنمو في المناطق الجافة لها هذا الطراز من غطاء البذرة ، ولكي تشترب هذه البذور الماء وتنبت فلا بد لغطاء البذور من أن يتحطم ميكانيكياً . إلا أن نفاذيتها للماء يحدث بالتدرج على طول فترة زمنية طويلة . والميزة هنا هي أن البذور لا تنبت في وقت واحد ، حيث أن عدداً معيناً تنبت كل عام ، لذلك فمن المستحيل جوهرياً أن يفنى أو يباد النوع كله خلال فترة طور البادرة الضعيفة والذي يرجع إلى بعض العوامل البيئية المعاكسة والغير ملائمة لبقاء البادرات .

السكون في النباتات مُلائماً أو غير مُلائم للإنسان . ففترة السكون المؤقت التي تظهر بين العديد من الحبوب النجيلية تسمح بحصادها وتخزينها الجاف وبالتالي إستخدامها كغذاء . وخلافاً لذلك هذه الحبوب يمكن أن تنبت ولا يمكن إستخدامها . إلا أن قابلية بذور حشائش معينة للبقاء ساكنة لعدة سنين في التربة تعتبر غير ملائمة بالمرّة . خلال الحرث ينكسر (يزال) السكون للعديد من هذه البذور وبالتالي تتنافس تلك الحشائش مع المحاصيل الإقتصادية في نفس المساحة . واستئصال eradication أو حتى مقاومة العديد من هذه الحشائش يكون مستحيلاً وذلك لأنه من المستحيل أن توجد جميعها في مرحلة البادرة الضعيفة أو في الحالة الخضرية . وبالرغم من أن البعض يبدأ في الإنبات بالإضطرابات التي تحدث في التربة نتيجة الحرث ، إلا أنه دائماً يظل البعض في حالة سكون في التربة . وبذلك فإن المزارعين كل عام يقعون في نفس المشكلة وهي إنبات بعض وليس كل بذور الحشائش . ففي إمكانهم تدمير تلك التي تنبت ولكنهم دائماً لا يستطيعون مقاومة تلك التي ترقد ساكنة في التربة .

(١) يوجد العديد من البذور التي تغطي بطبقات من مواد محتوية على مثبطات للإنبات خاصة في بذور الثار العصرية فبذرة الطماطم داخل الثمرة يحيط بها مادة هلامية تحوى على مثبط للنمو يمنع إنبات البذرة داخل الثمرة ولا تنبت البذرة إلا بعد إزالة وغسل هذه الطبقة .

سكون البذرة والإنبات Seed Dormancy and Germination

يمكننا تعريف عملية الإنبات بأنها الخطوات المتتابعة التي تبدأ بامتصاص البذرة للماء والتي تقود إلى تمزق غطاء البذرة بيزوغ الجذير radicle (الجذر الجنيني - embryonic root) أو بيزوغ المجموع الخضري Shoot^(١). ويصاحب تلك المظاهر المورفولوجية إنقسام واستطالة وزيادة الخلايا مع زيادة النشاط الحيوى الأيضى (هضم الغذاء وتمثيله على سبيل المثال) . وبالرغم من أن تلك العمليات تبدأ قبل فترة من تمزق غلاف البذرة إلا أننا نحدد حدوث الإنبات المرئى فى العادة بإدراك بزوغ الجذير . دعنا نتناول العوامل المختلفة المسببة للسكون والطرق المختلفة لكسر هذا السكون .

غياب بعض العوامل الخارجية التى تعتبر ضرورية للعملية والتى تسبب تثبيط إنبات البذور ، وبالتالى فإن غياب كلاً من الماء ودرجات الحرارة المناسبة أو مخلوط الغازات المناسب كل ذلك يُثبِّط الإنبات . إلا أن العديد من البذور ربما لا تُنبِث بالرغم من تعرضها لظروف بيئية تعتبر مثالية للإنبات وقد يرجع ذلك لوجود عوامل ترتبط بالدور نفسها . تلك العوامل قد تكون : صلابة غطاء البذرة hard seed coat ، وهذا الغطاء قد يكون غير منفذ للماء أو الغازات أو لكليهما معاً ، أو أن هذا الغطاء قد يكون من الصلابة بمكان بحيث أنه يقاوم فيزيقياً تمدد الجنين النامى ويمنع إختراقه لهذا الغطاء ، أو عدم نضج الجنين immature embryo ، والإحتياج إلى فترة ما بعد النضج a need for after ripening ، والإحتياج إلى ضوء معين specific light requirement ، والإحتياج إلى درجات حرارة معينة specific temperature requirement ، أو وجود مادة مُثبِّطة للإنبات .

غطاء البذرة الصلب Hard Seed Coat

يعتبر غطاء البذرة الصلب واحداً من العوامل الأكثر شيوعاً المصاحبة لسكون البذرة . ويمكن أن يكون غطاء البذرة الصلب هذا مسئولاً عن سكون البذرة من خلال منع إمتصاص الماء ومنع تبادل الغازات خاصة إمتصاص الأوكسجين بالإضافة إلى المقاومة الميكانيكية لنمو الجنين .

(١) يقصد بها هنا المجموع الخضري الجنيني embryonic shoot - الريشة أو غمد الريشة أو الفلقات حسب نوعية الإنبات وتتابعه .

منع امتصاص الماء Inhibition of water absorption : العديد من النباتات قد تنتج بذوراً لها غطاء بذرة صلب غير منفذ للماء ، وتتضمن العائلة البقولية أكثر الأنواع في هذا الشأن (14) ، وبالإضافة إلى ذلك فإن بذور العديد من أفرادها لها غطاء شمعي خارجي (25) ، بعض هذه البذور في مجملتها غير منفذ للماء^(١) . عامل الصلابة في غطاء البذور خاصية وراثية بالدرجة الأولى ، إلا أنه في حالة واحدة على الأقل قد ثبت أن العوامل البيئية قد تسبب صلابة غطاء البذرة ، حيث لاحظ كروكر Crocker (6) أن بذور البرسيم الأبيض الحلو white sweet clover يكون غطاؤها صلباً عندما تنضج البذرة خلال الجو الحار والجو الجاف ، ولكنه يكون ليناً Soft عندما تنضج البذور خلال الجو المطير .

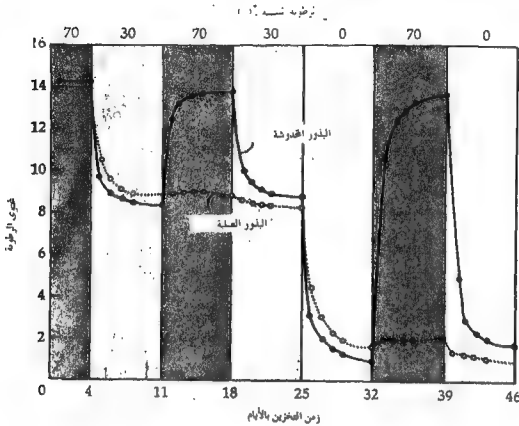
في دراسة لهايدى Hyde (21) تناولت بعض البذور البقولية ، حيث شرح ميكانيكية شقيقة عن التحكم في دخول الماء إلى البذرة . ففي بلور بعض البقوليات (مثل الترمس شبه الشجرى Lupinus arboreus)^(٢) يدخل الماء فقط من خلال السرة hilum فقد وجد هيدى أن امتصاص هذه البذور للماء يُنظم بواسطة نسيج هجروسكوى Hygroscopic يُكوّن « شق » (أو فتحة) السرة . وعندما تكون الرطوبة النسبية عالية ، فإن هذا النسيج ينتفخ ويسد فتحة السرة ويمنع إمتصاص الماء ، وعندما تكون الرطوبة النسبية مُنخفضة فإن « شق » أو فتحة السرة تُفتح وتسمح للبذور بالجفاف .

يمكن أن نؤكد أن تحفيز البذرة يعتبر نتيجة مؤكدة تحت هذه الظروف بواسطة قياس محتوى الرطوبة للبذور المخدوشة وغير المخدوشة scarified and unscarified seeds للبرسيم الأبيض white clover بعد وضعها تحت ظروف معدلات رطوبة نسبية مختلفة . وكما سنرى فيما بعد ، فإن البذور المخدوشة هي تلك البذور التي فيها أغطية البذور قد عولجت لتسمح بنفاذ الماء والغازات . وبذور البرسيم الأبيض تحتوي على نفس طراز الميكانيكية للتحكم في إمتصاص الماء كما هو الحال في بذور الترمس العملاق . شكل (٢٣ - ١) يوضح أن محتوى الرطوبة للبلور غير المخدوشة للبرسيم الأبيض لا ترتفع عندما تنقل البذور من رطوبة نسبية منخفضة إلى رطوبة نسبية عالية ، ودائماً تنخفض عندما تُنقل من رطوبة نسبية عالية إلى رطوبة نسبية مُنخفضة . محتوى الرطوبة للبلور

(١) أى البذور ذات الغطاء الصلب والبذور ذات الغطاء الشمعي .

(٢) نوع من الترمس العملاق .

المخدوشة على النقيض من ذلك حيث تزداد وتنقص نسبياً بمعاملات الرطوبة كما لا بد أن نتوقعه للبذرة المنقذة للماء .



شكل ٢٣ - ١ : التغيرات في محتوى بذور البرسيم الأبيض من الرطوبة تعاقب نقلها إلى غرف ذات معدلات مختلفة من الرطوبة النسبية .

E.O. Hyde, 1954 Ann. Bot. 18 : 241

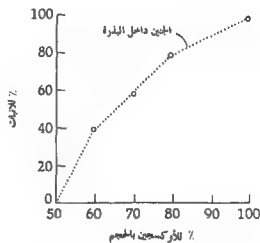
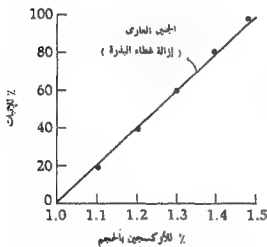
عن :

منع إمتصاص الغاز Inhibition of gas absorption : العديد من البذور المنقذة للماء غير منفذة للغازات (25) . فقد وجدنا المثل الكلاسيكي لهذا الطراز من عدم النفاذية في « الشبيط »^(١) (*Xanthium*) Cocklebur . في الثمرة الخشنة burr لنبات الشبيط يوجد بذرتان واحدة تحمل علويًا على الثمرة الخشنة تُسمى البذرة العلوية ، والثانية تُحمل سُفلياً على الثمرة الخشنة تُسمى البذرة السفلى .

(١) إحدى الحشائش الصليبية التي غالباً ما تنمو في حقول القطن في مصر وربما توجد في بعض الدول العربية واسمها العربي: يدل على وجود زوائد مغلقة للثمار تتعلق بالأجسام وهي إحدى وسائل إنتشار البذور والثمار . هذا النبات يتبع العائلة المركبة Compositae يوجد من هذا الجنس ثلاثة أنواع على الأقل. تنمو برياً في مصر .

وجد كروكر (6) Croker أن غطائي كلاً من البذرتين منفذ للماء . والبذرة السفلى تنبت تحت الظروف الطبيعية العادية من الرطوبة والحرارة ولكن البذرة العلوية لا تنبت تحت هذه الظروف الطبيعية ما لم تُثَقَّبْ أو يُزال غطاء (أو غلاف) البذرة . إلا أن البذرة العلوية عندما توضع تحت ظروف من الأوكسجين المرتفع فإنها تنبت في الحال . وقد استنتج كروكر Croker أن غلاف البذرة العلوية يتحد من إمداد الجنين بالأوكسجين حيث أن الإحتياج الأدنى من الأوكسجين اللازم لعملية الإنبات لا يصل إلى هذا الجنين ، وأن وضع البذرة تحت ظروف تركيز مرتفع من الأوكسجين يساعد ويعمل على إمداد الجنين بهذا الحد الأدنى اللازم للإنبات .

الدراسات التي قام بها شُلْ Shull (36, 37) وثورنتون Thornton (39) قد أيدت ملاحظات كروكر ، حيث لاحظ هذان الباحثان أن كلاً من أجنة البذور العلوية والسفلية المنزوعة من بذورها (أى العارية. naked embryos) لها احتياجات أقل بكثير من الأوكسجين عن تلك الأجنة التي توجد داخل بذورها ، وعندما تزداد درجات الحرارة فإن إحتياجات الأوكسجين لهذه الأجنة تتناقص ، حيث يحتاج الجنين العارى للبيئة العلوية إلى ١,٥ ٪ أوكسجين عند درجة حرارة ٢١ م ° بينما تكون هذه النسبة ٠,٩ ٪ فقط عند ٣٠ م ° لكى تكون نسبة الإنبات ١٠٠ ٪ . عند ترك البذرة العلوية كاملة أى دون نزع جنينها من داخلها فإن احتياجاتها من الأوكسجين لكى تنبت يزداد



شكل ٢٣ - ٢ : تأثير الأوكسجين على إنبات البذرة العلوية للشريط . تحت ظروف درجة الحرارة ٢١ م ° . لاحظ الإختلاف التين للإحتياج إلى الأوكسجين للإنبات بين الجنين العارى (أى المنزوع من البذرة) وبين البذور الكاملة (أى غير المنزوع منها الجنين الذى يوجد داخل البذرة) .

N.C. Thornton 1935 Contr. Boyce Thompson Inst. 10 : 201.

من نتائج

بدرجة ملحوظة ، حيث تحتاج إلى أوكسجين نقي (أى ١٠٠٪ أوكسجين) عند درجة ٥٢١ م ، و ٨٠٪ أوكسجين عند درجة ٥٣٠ م لإعطاء نسبة إنبات ١٠٠٪ . شكل (٢٣ - ٢) يوضح بعض نتائج ثورنتون . ونحن لا نعرف حتى الآن هل أن توقف إمداد الجنين بالأكسجين الذى يسببه غطاء البذرة يعوق النشاط الأيضى إلى درجة توقف الإنبات أو أن التركيز العالى من الأوكسجين له وظيفة أخرى تُحفز الإنبات . قد أوضح وارينج وفودا Wareing and Foda (53) أن الإمداد العالى من الأوكسجين يسبب أكسدة مثبط يوجد فى البذرة العلوية وبالتالي يسمح بالإنبات .

المقاومة الميكانيكية لنمو الجنين Mechanical restriction of embryo growth : غلاف

البذرة قد يكون منفذاً لكل من الأوكسجين والماء إلا أن البنور لا تزال فى حالة سكون وذلك بسبب المقاومة الميكانيكية لغلاف البذرة لنمو الجنين . على سبيل المثال حشيشة الخنزير^(١) (pigweed (Amaranthus retroflexus لها غلاف بذرة منفذ للأوكسجين والماء ولكنه من القوة بحيث أنه يقاوم تمدد وخروج الجنين (26) ، وربما تظل هذه البذور ساكنة فى بعض الأحيان ولكنها تحتفظ بحيويتها لعدة سنوات .

والسكون وطرق التخزين قد تمد حيوية البنور لمدة قد تطول إلى ١٠٠٠٠ سنة . فقد لوحظ أن البنور الجافة قد تظل فى التربة لمدة ٣١ سنة وتظل بحيويتها ، وفى التخزين المعمل الجاف قد تصل لمائة عام ، أما فى المستنقعات العضوية والتربة المجددة فتعيش أطول من ذلك بكثير .

التخديش^(٢) Scarification : حيث أن الإنبات يُبسط بالمقاومة الميكانيكية لغلاف البذرة أو عدم نفاذية هذا الغلاف للماء والأكسجين ، فإن السكون ربما يكسر بتخديش غلاف البذرة . وهذا الإصطلاح (التخديش scarification) يُطلق على أى طريقة تُعيد إلى غطاء البذرة نفاذيته للماء والأكسجين أو تمزق غطاء البذرة ليسمح للجنين بالتمدد والنمو

(١) إحدى حشائش أمريكا الشمالية وقد سجل وجوده فى مصر لكن دون تحديد منطقة تواجده يتبع العائلة

• Amaranthaceae

(٢) المقصود من هذه العملية هو إضعاف غلاف البذرة الصلب وعمل خدوش به .

ولا يُعقِّه فيزيقياً . هذه العملية يمكن إجراؤها في المعمل بسحج « أى بالكشط - أو السنفرة abrasion أو بتقطيع Cutting غلاف البذرة أو بالمعاملة الكيميائية . عملية التخديش هذه يمكن تقسيمها على وجه التقريب إلى : التخديش الميكانيكى والتخديش الكيميائى .

التخديش الميكانيكى للبذور ذات الغطاء الصلب ما هى إلا أى معاملة للبذور تؤدى إلى إحداث تشققات أو إحداث خدوش أو تضعف من صلابة غطاء البذرة ، مثل رَج (shaking)البذور مع بعض مواد السحج « مثل الرمل » أو إحداث شقوق في الغطاء باستخدام السكين ومثل هذه المعاملات تؤدى إلى تحفيز الإنبات بتقليل مقاومة البذرة لإمتصاص الماء أو الأوكسجين ، وتسمح بتمدد الجنين النامى .

التخديش الكيميائى هو أيضاً طريقة مؤثرة لكسر السكون الناشئ عن صلابة غطاء البذرة . فغمس البذور في حمض قوى مثل حمض الكبريتيك أو المُنذبات العضوية مثل الأسيتون أو الكحول ثم الغسيل الجيد للبذور بالماء يمكن أن يكسر هذا الطراز من السكون . وحتى الماء المغلى يمكن أن يكون معاملة ناجحة في هذا الشأن . وكما هو الحال في التخديش الميكانيكى فإن التخديش الكيميائى يكسر السكون بإضعاف غطاء البذرة أو بإذابة المواد الشمعية التى تعوق نفاذية الغطاء للماء .

تم هذه العملية طبعياً بالظروف الحامضية والنظم الإنزيمية التى توجد في الأجهزة الهاضمة digestive tracts للطيور والحيوانات الأخرى^(١) كما تم هذه العملية طبعياً بالتغيرات الفجائية في الحرارة وبتأثير الفطريات والكائنات الدقيقة الأخرى . وفي بعض بقاع العالم فإن بذور معينة تحتاج إلى النار للتخديش . هذه البذور لها حدة تنافسية competitive edge في الحال بعد التعرية denudation للمساحات الخضراء الكثيفة .

الجنين غير الناضج Immature Embryo

ربما يرجع عجز البذرة عن الإنبات للإثمائية الجزئية أو التطور الجزئى للجنين (أى أن الجنين غير تام النمو) ، وسوف يحدث الإنبات فقط عندما تكتمل إثمائية وتطور هذا

(١) بالطبع تلك الطيور والحيوانات التى تغذى على مثل هذه البذور أو الثار التى لها غطاء بذرة صلب وتخرج مع براز تلك الحيوانات وهى إحدى وسائل انتظار البذور وتكسر طور السكون الناشئ عن صلابة غطاء البذرة .

الجنين ، وقد تحدث إنمائية وتطور الجنين خلال أو قبل عملية الإنبات (25) . والسكون الناشئ عن عدم نضج الجنين ربما يوجد بين أفراد العائلة الأركيدية Orchidaceae والهلوكية Orobanchae . بالإضافة إلى بعض أنواع لسان العصفور (Fraxinus) والرنكيل^(١) (Ranunculus) . والسكون الذى يرجع إلى عدم نضج الأجنة يمكن كسره فقط بالسماح للجنين بإكمال إنمائيته وتطوره داخل البذرة فى الظروف البيئية المفضلة للإنبات .

فترة ما بعد النضج والتضيد^(٢) Afterripening and Stratification

عدد كبير من النباتات تنتج بذوراً لا تستطيع الإنبات فى الحال ولكن تستطيع ذلك بعد فترة من الزمن تحت الظروف العادية للإنبات . ولكى ينبت هذا الطراز من البذور فلا بد أن تمر فترة ما بعد النضج afterripening (لإنماء تطور الجنين) . فترة ما بعد النضج^(٣) تحدث فى الطبيعة خلال الفترة بين تساقط البذرة إلى التربة فى الخريف وإنباتها فى الربيع ، وخلال هذه الفترة تغطى البذور بالخلفات العضوية فى الغالب ، وتلوج الشتاء .

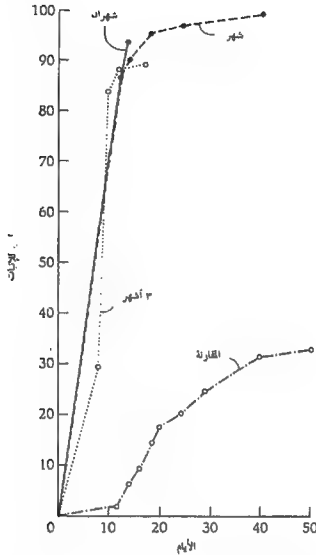
فترة ما بعد النضج تحدث فى بعض الأنواع خلال التخزين الجاف ، أما فى البعض الآخر خلال الحرارة المنخفضة والرطوبة — تلك العملية التى تعرف بالتضيد . والتضيد (الكمر) الطبيعى يحدث عندما تسقط البذور فى الخريف وتغطى بالتربة الباردة والخلفات (العضوية) والتلوج . وقد تعلمنا من الطبيعة أمثلة للتضيد وقد طورنا هذه الطرق واستنبطت طرق تضيد صناعى جيدة ، وفى التضيد (الكمر) الصناعى توضع طبقات من البذور تتبادل مع طبقات من الإسفنج المُرطب^(٤) moistened sphagnum أو الرمل أو أى مادة مناسبة أخرى ، ثم تُخزن تحت درجات حرارة منخفضة ، تأثير التضيد الصناعى على إنبات الصنوبر الصلب (Pinus rigida) يمكن أن ترى فى شكل ٢٣ - ٣ .

(١) يتبع هذا الجنس العائلة الشقية Ranunculaceae ويوجد العديد من أنواعه كحشائش وقد تعرف أحياناً باسم الزهانة بين المزارعين وقد تعرف عربياً أيضاً باسم الشقيق وبعض هذه الأنواع تسمو برياً فى مصر .

(٢) كلمة التضيد تعنى وضع طبقة فوق طبقة وهذه الكلمة تعرف بالكمر بين المزارعين .

(٣) يرى العديد من الباحثين أن الجنين غير الناضج ما هو إلا جنين ناقص التكوين أو الجنين يحتاج إلى فترة ما بعد النضج فهو مكتمل النمو المورفولوجى ، وغير مكتمل فسيولوجياً .

(٤) الخلفات العضوية للعديد من النباتات خاصة أنواع خاصة من الحزازيات Mosses يعرفها البستانيون جيداً .



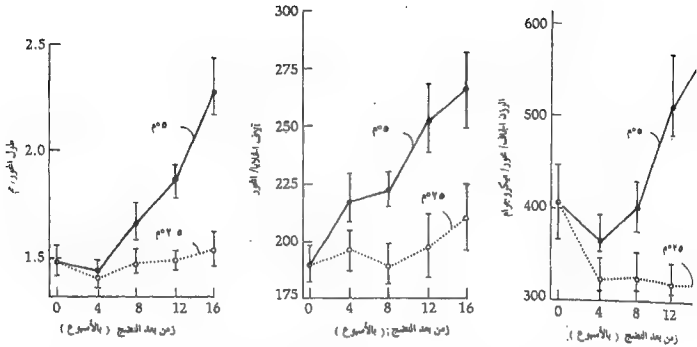
شكل ٢٣ - ٣ : تأثير التخصيد الصناعي (الكمر الصناعي) عند درجة ٥٥ م لمدة ١ و ٢ و ٣ أشهر على إنبات بذور الصنوبر الصلب (*Pinus rigida*) .

W. Crocker. 1948. Growth of Plants. New York : Reinhold.

عن |

العديد من الباحثين الذين يُرجعون فترة ما بعد النضج إلى السكون أو فترة الراحة، إلا أنهم يصرون على أن شيئاً ما يحدث داخل الجنين خلال هذه الفترة . إلا أن العديد من الدراسات قد أوضحت نشاطاً فسيولوجياً مميزاً يمكن أن يلاحظ خلال تلك الفترة (29) (31) . شكل ٢٣ - ٤ يوضح تأثير ما بعد النضج والحرارة على نمو محور جنين بذور الكريز cherry . خلال هذه الفترة يحدث انتقال واسع للمركبات من الخلايا المخزنة إلى الجنين ، ويتراكم السكر ويحدث هضم مختلف الدهون المخزنة .

وعملية التخصيد (الكمر) ربما تؤثر في اختفاء المثبطات وبناء منشطات النمو مثل الجبريلينات والسيتوكينينات gibberellins & cytokinins . وبالتأكيد تغيرات متعددة في مستويات والتحويلات الداخلية للمواد الغذائية تأخذ طريقها خلال تلك الفترة .



شكل ٢٣ - ٤ : تأثير زمن ما بعد النضج والحرارة على النمو والوزن الجاف للمحور الجنيني لبذور الكريز .

B.M. Pollock and H. Olney, 1959. Plant Physiol. 34:131.

عن :

الإحتياجات الضوئية للإنبات Light Requirements for Germination

فيما يختص بالإنبات ، فإن البذور تتباين بوضوح في استجابتها للضوء . بعض البذور لها إحتياج مطلق وتام للضوء لكي تنبت . في بعض البذور الأخرى فإن تعريضها للضوء يمنع ويثبط إنباتها . في البعض الآخر ، فإن الإنبات يكون مصاحباً للإستجابة للفترة الضوء تعاقبية - أى تعاقب فترات النهار والظلام . وتحديد أو تقدير إحتياجات البذرة للضوء من التعقيد بمكان - ففي الحقيقة فإن الحرارة ربما تتداخل وتتفاعل مع فعل الضوء في إنبات البذرة .

وكما هو الحال في معظم الدراسات التي تتضمن الضوء كعامل مُحفز ، فإن التجارب العديدة قد تناولت بقدر كافٍ التأثير الأكثر لطول الموجيات الضوئية . وقد لوحظ من قبل أن الضوء (الأحمر - والأحمر البعيد) يعمل من خلال الفيتوكروم في تنظيم الإنبات في بذور الخس (صنف جران رابلز Grand Rapids) . (١) إلا أننا لم نذكر تأثير زمن تشرب الماء قبل المعاملة بالضوء وتغيرات الحرارة على إنبات بذور الخس من هذا الصنف .

(١) إسم هذا الصنف إذا ما قدر له أن يترجم عربياً هو « الكبير السريع » .

وجد بورثويك وزملائه Borthwick and Colleagues (4,5) أن استجابة بذور الخس للضوء تتأثر وتتغير بكمية الزمن الذي يُسمح فيها للبذور بتشرب الماء قبل التعريض . تشجيع الضوء الأحمر للإنبات يزداد مع وقت التعريض لتشرب الماء حتى عشر ساعات ، وعند هذه النقطة تصل إلى الذروة القصوى . إلا أنه إذا سمح للبذور بتشرب الماء لأكثر من عشرين ساعة فإن الاستجابة للإنبات تفشل . وعلى النقيض من ذلك ، فالتأثير المُثبط للإشعاع الأحمر البعيد له ميل للتناقص كلما زاد زمن التشرب حتى عشر ساعات . مع استبقاء هذا التناقص ، فإن حساسية بذور الخس للإشعاع الأحمر البعيد تزداد عندما تشرب البذور الماء لأكثر من عشرين ساعة .

تأثيرات الحرارة على الإنبات Effects of Temperature on Germination

التحكم الضوئي في إنبات البذور في العديد من الحالات مرتبط بالحرارة كما هو واضح من البيانات في جدول ٢٣ - ١ ، والتي توضح تناقص في الحساسية إلى الضوء ، ذلك بالزيادة في درجة الحرارة فوق ٢٥° م (42) .

جدول ٢٣ - ١ : تأثير الحرارة على التحكم الضوئي في إنبات البذور لصنفين من بذور الخس بعد التعرض للضوء الأحمر أو الإطلام . والصنفان هما وايت بوسطن White Boston ، جرانند رابيدز Grand Rapids

الصنف ودرجة حرارة الإنبات (° م)	البذور المحيطة تحت ظروف الإضاءة (%)	
	أحمر	إطلام
وايت بوسطن		
10	99	95
15	99	78
20	98	57
25	1	0
جرانند رابيدز		
15	94	52
20	96	40
25	96	10
30	1	0

مثالاً آخر أكثر تعقيداً عن التفاعل المشترك للحرارة والضوء يمكن أن يوجد في إنبات بذور حشيشة الفلفل^(١) pepper grass (*Lepidium virginicum*). يصل الإنبات إلى أقصى معدلاته لو حفظت البذور تحت درجات تبريد قبل تشعيها بالضوء الأحمر وعند درجات الحرارة المرتفعة لفترة زمنية بعد تشعيها (46). و جدول ٢٣ - ٢ يوضح هذه العلاقة .

جدول ٢٣ - ٢ : التفاعل التبادلي بين الضوء والحرارة في إنبات بذور حشيشة الفلفل . تم تشيع البذور بالضوء الأحمر في المنطقة ما بين ٥٨٠٠ إلى ٧٠٠٠ أنجستروم .

(الإنبات)			
البذور غير المشعة	البذور المشعة	الحرارة في اليوم الثالث إلى السادس (° م)	الحرارة في اليومين الأولين (° م)
9	37	15	15
0	41	25	25
0	92	25	15
0	32	15	25

مصدره عن : E.H. Toole et al. 1955. photocontrol of (*Lepidium*) seed germination. Plant

Physiol. 30:15

في شرح إنبات بذور الأنواع المختلفة فقد رأينا أهمية الحرارة في إطالة أو كسر السكون . وتحتاج العديد من البذور فترة من التبريد الشديد تحت ظروف رطبة قبل أن يأخذ الإنبات المناسب والكافي طريقه . في الطبيعة والتنضيد الصناعي هذا الإحتياج مُرضى وكاف . وبعد كفاية متطلبات البرودة فإن الإنبات في معظم الحالات يأخذ طريقه بكفاءة عالية عند درجة حرارة حوالي ٢٠ ° م .

(١) ينح العائلة الصليبية cruciferae - لا يوجد هذا النوع في مصر إلا أن هناك أنواع أخرى منه تنمو برية كحشائش منها ما يعرف باسم الحارة أو حب الرشاد أو الكبر أو الجنب أو الرشاد أو الملوحة وأنوع المصري ينح (*L. sativum*).

في بعض البنور ، تتعدل وتتحور إحتياجات البذرة للبرودة بعمر البذرة . على سبيل المثال بذور الخردل الهندي^(١) (*Brassica juncea*) تحتاج إلى برودة بعد الحصاد مباشرة وتتنبأ ٩٧٪ من البنور عند درجة حرارة ١٠م أو ١٥م . إلا أنه بعد ثلاثة أسابيع فإن ٩٥٪ من البنور تنبت عند ٢٥م . وحساسية البنور للحرارة العالية تتباين بشدة . ففي البعض يمكن أن تطول لمدة كبيرة ، وفي البعض الآخر - على سبيل المثال الخردل الهندي (*Brassica juncea*) تفقد هذه الحساسية في ثلاثة أسابيع .

في العديد من البنور التبادل التغري في الحرارة يعطى أقصى إنبات . ففي بعض الحالات ، كما هو الحال في حشيشة (جازون)^(٢) (*Poa pratensis*) ، فالتبادل بين درجات الحرارة المنخفضة والمرتفعة والمعادة عدة مرات تعطى أفضل نتائج الإنبات . على سبيل المثال ، التبادل المفرد من ١٥م إلى ٢٥م المرتبط مع المعاملة الضوئية لبذور حشيشة الفلفل يمكن أن تزيد معنوياً الإنبات (أنظر جدول ٢٣ - ٣) .

درجات الحرارة المنخفضة تحفز وتُشجع إنبات بذور الخس (صنف جراند رابندز) ذات الحساسية الضوئية ، والحرارة المرتفعة تثبطها . الحرارة المنخفضة يمكن أن تحل محل التأثير المشجع للضوء الأحمر لبذور الخس الحساسة ضوئياً (22) . التأثير المشجع للحرارة المنخفضة على إنبات بذور الخس أقل كفاءة فيما يختص بالزمن عن تلك للتأثير المشجع للضوء الأحمر . لا بد أن نعي جيداً من جدول ٢٣ - ٣ أن التشجيع بالأحمر البعيد لا يمكن أن يضاد (أو يعاكس) التأثير المشجع لدرجات الحرارة المنخفضة ، وبالتالي يُفترض أن التنشيط الناشئ عن الحرارة المنخفضة على الإنبات لا يُتحكم فيها عن طريق الفيتوكروم (3,22) .

(١) يعرف هذا النبات باسم المستازدة الهندي *Indian mustard* ، أو المستازدة الورقية *leaf mustard* وهو يزرع أساساً في الهند كمحصول زيت وموطن هذا النبات في الغالب أفريقيا وتحوى أوراقه على جلوكوسيد سينجرين *glucoside sinigrin* - يجب أن يلاحظ أنه يوجد منه أصناف نباتية متعددة .

(٢) ينتمي هذا النبات العائلة النجيلية *Gramineae* وقد يعرف اسمه أيضاً بحشيشة كنتوكي الزرقاء *Kentucky blue grass* أو حشيشة جون *June Grass* وهو من نباتات المسطحات الخضراء (جازون) وأيضاً من نباتات المراعي - توجد بعض أنواع هذا الجنس في مصر حيث تنمو برياً وقد تعرف بين العامة والمزارعين بالسنبل (سنبل) أو أبو الحصين .

جدول ٢٣ - ٣ : تأثير الضوء الأحمر البعيد على إنبات بذور الخس (صنف جرانلد رابندز) المعاملة بدرجة حرارة منخفضة (٥ م) . التشجيع لمدة ٥ ق بالأحمر البعيد قد أعطى عند درجة حرارة ٥٢ م إما مباشرة قبل أو مباشرة بعد المعاملة بالبرودة . بذور المقارنة تشربت الماء وأنبتت عند ٥٢ م وشجعت بالضوء الأحمر أو الأحمر البعيد لمدة ١,٥ ساعة بعد بداية القمع . النسبة المثوية للتشيط للمعاملة بالأحمر البعيد ، قُدرت بالنسبة لما يقابلها من بذور المقارنة المعرضة للإظلام .

المعاملة قبل النقل الباتئ إلى ٥٢ م للإنبات	الإنبات ، %	التشيط ، %
١ يوم عند ٥٢ م ثم الأحمر البعيد	6	80
المقارنة الظلامية	30	—
١,٥ ساعة عند ٥٢ م ثم الأحمر البعيد ، ثم يوم واحد عند ٥٢ م	14	73
المقارنة الظلامية	51	—
٣ أيام عند ٥٢ م ثم الأحمر البعيد	59	23
المقارنة الظلامية	77	—
١,٥ ساعة عند ٥٢ م ، ثم الأحمر البعيد ، ثم ثلاث أيام عند ٥٢ م	65	29
المقارنة الظلامية	92	—
٥٢ م مقارنة ، ٥ دقيقة أحمر	92	—
٥٢ م مقارنة : ٥ دقيقة أحمر بعيد	5	70
٥٢ م ، مقارنة ظلامية	17	—

H. Ikuma and K.V. Thimann. 1964. Analysis of germination processes of lettuce seed by means of temperature and anserobiosis. Plant Physiol. 39:756

مصدرها من :

الكماويات والإنبات Chemicals and Germination

مُشجعات الإنبات Germination Promoters

تشجيع الإنبات بواسطة مختلف المواد قد أثبتت على العديد من البذور المختلفة منذ وقت طويل . ومن بين العديد من هذه المنشطات أو المشجعات للإنبات المعروفة ، فإن الأكثر شيوعاً والواسعة الاستخدام هي نترات البوتاسيوم (KN_3) والثيوريوريا thiourea

($\text{NH}_2-\text{C}(=\text{S})-\text{NH}_2$) والإيثيلين C_2H_4 والجبريلينات gibberellins والكينتين Kinetine . وتميز الثيوريوريا ، والجبريلينات والكينتين في كونها أن لها في بعض الحالات

أن تحل محل الإحتياجات الضوئية للنبور الحساسة ضوئياً . كيفما كان هذا صحيحاً أو غير صحيح فإن هناك جدلاً عنيقاً حول هذا الموضوع . ومع ذلك هذه المركبات قد ثبت أنها تحل محل تأثير الإظلام المشجع للإنبات .

مثبطات الإنبات Germination Inhibitors

العديد من المركبات يمكن أن تثبط الإنبات . أى مركب سام بصفة عامة لأى عمليات أساسية للحياة سوف يودى بالطبع إلى منع الإنبات وسوف يقتل البذور لو كان موجوداً بكمية كبيرة . وليس هذا بموضوعنا ولن نهتم بهذا الطراز من المثبطات ، إلا أننا سوف نتناول في الحديث عن تلك المثبطات التى تنتج طبيعياً داخل البذور . هذه المركبات هى فى العادة المسببة للسكون وهى فى العادة تعمل على حجز أو إعاقة بعض العمليات الأساسية للإنبات . ومثبطات الإنبات الطبيعية لا تقلل حيوية البذور ولا تسبب أى تشوهات فى البادرات بعد الإنبات .

لا ترتبط أو تتحدد مثبطات الإنبات الطبيعية بجزء معين فى البذرة وربما توجد فى التراكمات المغلفة للبذرة (على سبيل المثال القُتَبَات glumes المغلفة لحبوب الشوفان oat والمحتوية على مثبط) . ومثبطات الإنبات توجد فى لب pulp أو عصير Juice الثاز المحتوية على البذور ، وفى غطاء البذرة ، وفى الأندوسيرم endosperm ، وفى الجنين وهكذا . درس إفينارى Evenari (12) مثبطات الإنبات وقد وجد أن وجود تلك المثبطات شائع وواسع الإنتشار بين النباتات . بعض مثبطات الإنبات الطبيعية التى تم تحديدها والتى تم التعرف على تركيبها هى : الكومارين Coumarin ، حمض الباراسكوربيك parascorbic acid¹³ ، والأمونيا ammonia ، وفثاليدس phthalids ، حمض الفيروليك ferulic acid ، وحمض الأبسيسيك (ABA) . ومن المحتمل أيضاً مجموعة من المثبطات العديدة التى تتضمن المركبات المُنطَلَقَة للسايانيد cyanide-releasing والمطلقة للأمونيا ammonia-releasing ، والمركبات الفينولية phenolic compounds ، وأشباه القلويدات (الألكالويدات alkaloids) والأحماض العضوية organic acids ، والزيتون oils . إلا أن حمض الأبسيسيك هو المثبط الطبيعى الأكثر إنتشاراً .

العديد من مثبطات الإنبات يمكن أن تخرج من نبات ما وربما تثبط النمو أو إنبات البذور لنبات من نوع آخر . النباتات التي تُظهر هذا الطراز، من السلوك التنافسي competitive behavior يطلق عليها «الأليلوباثيك» allelopathic (أي المنافسة بالمثبطات) ، وبالتأكيد هذا الطراز له تطبيقات بيئية ويشد انتباه العلماء المشتغلين « بالتتابع الترتيبي التقسيم حيوى » "biosystematics" .

أما بخصوص مثبطات الإنبات الصناعية ، فلا بد أن نذكر أن المبيدات العشبية التجارية commercial herbicides هي في العادة مثبطات إنبات . على سبيل المثال المبيد العشبي مثل (٢ ، ٤ - د - 2,4-D)^(٣) ، يمنع إنبات بذور الحشائش (العشبيات) ، وبالتالي لابد ألا يستخدم حتى يتم تثبيت الكساء الأخضر .

عند تركيز منخفض جداً - بين خمسة إلى عشرة جزء في المليون من حمض الأبسيسيك يمنع ويثبط بالكامل إنبات بذور الخس للسلالات أتراكشن^(٤) Attraktion وسلالة هولبلاترجر باتر Holblättriger Butter^(٥) . أوضح سانكهلا وسانكهلا (35) Sankhla and Sankhla أن التأثير المثبط لحمض الأبسيسيك على إنبات بذور الخس يمكن أن يوقف بالكامل بتركيزات من الكيتينين صغيرة جداً كواحد جزء في المليون وفي نفس الدراسة تضاد الفعل بالجيرييلين على التأثير المثبط لحمض الأبسيسيك لم تثبت . كل من الكيتينين والجيرييلين تُعرفان جيداً بتأثيرهما المحفز في إنبات بذور الخس .

سكون البراعم Bud Dormancy

قبل زيادة النمو الخضري أو النمو الثمرى ، فإن براعم العديد من الأنواع النباتية تدخل في فترة سكون ، وهي شائعة في نمو أشجار المنطقة المعتدلة حيث تدخل براعم الأشجار إلى حالة السكون في نهاية الصيف وخروجها من هذه الحالة خلال الربيع التالى لإعطاء

(١) هذه الكلمة لاتينية من شقين - allelo وهي تعنى من نوع لآخر ، و pathy أى المعاناة أو المرض وإذا ما أردنا أن نجد لها ترجمة عربية فيمكن أن يقال عنها المعاناة من الآخرين . إلا أن هذا التعبير لا يعبر عن هذه العملية ويمكن التعبير عنها تجاوزاً التنافس بالمثبطات .

(٢) قد يطلق عليها مبيدات الحشائش weed killers أى قاتلات الحشائش .

(٣) اسمه بالكامل ٢ ، ٤ - دى كلورو فينوكسى حمض الخليك 2,4-Dichlorophenoxy acetic acid .

(٤) اسم السلالة تعنى الخس الجذاب .

(٥) اسم ألامى أى الؤنذ .

نموات ورقية وزهرية جديدة . سكون البراعم لهذا الطراز ربما يكسر عادة بالمعاملة بالبرودة مشابهاً في ذلك إلى حد ما ذلك الذى يظهر في احتياجات البرودة لإنبات البذور . العديد من أنواع الأشجار ذات البراعم الساكنة ربما تظل في هذه الحالة الساكنة إلى الأبد لو أمدت بالدفع الصناعى داخل الصوب الزجاجية ، إلا أنها لو عُرضت للحرارة المنخفضة . (من صفر ٥ م إلى ١٠ م) لفترة من الزمن ثم أعيدت مرة أخرى إلى ظروف الدفع ، فإن السكون يكسر ويبدأ النمو .

وبالإضافة إلى الحرارة ، فإن كلاً من التأقت الضوئى وقلة الماء الميسر تؤثران على سكون البراعم . في المناطق المعتدلة العامل الأكثر أهمية في تنظيم سكون البراعم هي فترة الإضاءة .

التأقت الضوئى وسكون البراعم Photoperiodism and Bud Dormency

من التضييل بمكان أن يعين الدور العام للحرارة المنخفضة في إستمالة السكون وفي كسر هذا السكون . إلا أنه فيما يخص بالدخول في السكون ، فإن براعم الأنواع الخشبية أكثر استجابة لفترة الإضاءة عن تأثير البرودة كما نُشر بواسطة وارينج (52) Wareing . تقصير فترة النهار المصاحبة لقدم الخريف والشتاء هي العامل الهام في سكون البراعم للأنواع الخشبية . أوضح وارينج (51, 50) أن سكون البراعم في الأنواع الخشبية ما هي إلا ظاهرة ضوء تأقتية تلك التى يتسبب فيها قصر طول النهار أما النهار الطويل فإنه يُنهي حالة السكون .

إدراك الاستحثاث الضوئى Perception of Light Stimulus

ليست في كل حالات سكون البراعم تكون الأوراق هي العضو المسئول عن الإدراك والإحساس بالفترة الضوئية . في بعض الحالات يستحث سكون البراعم بعد سقوط الأوراق . أذاب وارينج (51) Wareing مشكلة كيفية إرتباط التأقت الضوئى بسكون البراعم في غياب أعضاء إدراك التأقت الضوئى المألوفة . فقد وجد أن براعم البادرات المنزوعة الأوراق للزان الأوروبى (*Fagus sylvatica*)^(١) قادرة على إدراك الفترة

(١) يتبع هذا النبات عائلة الزان *Fagaceae* وهو نبات ينمو في غابات المنطقة المعتدلة ويستخرج منه خشب الزان المستخدم في صناعة الآلات .

الضوئية وبالتالي تسبب كسر السكون تحت ظروف النهار الطويل وتستمر في السكون تحت طول نهار ١٢ ساعة أو أقل أنظر جدول (٢٣ - ٤) . بالإضافة إلى ذلك فإن براعم الزان ربما تكسر السكون في غياب المعاملة بالحرارة المنخفضة . حيث تعمل حشفيات Scales البرعم كأعضاء مستقبلية للضوء . إلا أنه في نباتات عديدة أخرى فإن الأوراق تعتبر الأعضاء الأساسية في الإدراك والفيتوكروم هو المستقبل الكيميائي الأساسي فيما يختص بسكون البراعم .

جدول ٢٣ - ٤ : تأثير طول الفترة الضوئية على كسر السكون في براعم الزان .

الزمن لـ ٥٠% من النباتات التي أظهرت كسر السكون	عدد النباتات المكسورة السكون بعد ٤٦ يوم	العدد الكلي للنباتات	فترة الإضاءة اليومية بالساعات
—	0	11	12
46	5	12	16
14	9	11	20
14	11	11	24

مصدرها من : P.F. Wareing, 1953. Growth studies in woody species. V. Photoperiodism in dormant buds of (*Fagus sylvatica*) . *Physiol. Plant.* 6:692

وكما هو الحال في التزهير فإن استجابة البراعم للتأقت الضوئي يتحكم فيها كاملة طول فترة الإظلام وليس طول مدة الإضاءة . وجد وارينج (Wareing 50) أنه بالرغم من أن براعم الزان الأوروي تظل ساكنة تحت فترات الإضاءة القصيرة ، إلا أن تبادل فترات إضاءة قصيرة مع فترات إظلام قصيرة تكسر السكون . وقد أوضح أيضاً كيف أن كسر استمرارية الظلام الطويل (والتي تحفظ البراعم في حالة سكون طبيعي) وذلك بواسطة الكسر بالضوء لمدة ساعة فإن ذلك كافياً لكسر السكون .

الهرمونات المحثة للسكون Dormancy- Inducing Hormones

تدل الملاحظات القوية في سكون البراعم أن الأوراق والبراعم هما الأعضاء المدركة للفترة الضوئية . وبالتالي فإن السكون ينتهي بعد استقبال الفترة الضوئية المحثة . وقد بنى ذلك الافتراض الذي يدعو إلى أن إستقبال المؤثر المحث يسبب تغيرات معينة والتي تقود إلى إنتاج الهرمونات المحثة للسكون . همبرج (Hemberg 17, 18, 19) أيد الافتراض بأن

سكون البراعم في النباتات الخشبية يتم التحكم فيه عن طريق مثبطات نمو تنتج في البراعم . وقد بنى إقتراحه على الحقيقة بأن مستوى مثبط النمو يزداد مع السكون ويتناقص مع كسر السكون . وعلى ضوء أنعاث همبرج أجرى الباحثون عدة دراسات على مختلف الأنواع الخشبية لربط مستوى المثبطات الطبيعية مع استحثاث أو كسر السكون (23, 20, 3) . ولتأيد مناقشتنا السابقة على دور التأقت الضوئي في سكون البراعم ، فقد لاحظ الباحثون أن استحثاث النهار القصير لسكون البراعم في بعض الأنواع يكون متوازياً ومصاحباً بالزيادة في معدلات المثبطات في البراعم والأوراق (27, 30, 34) .

في بعض النباتات الإرتباط العالى يبدو أنه يظهر بين وجود حمض الأبسيسيك وسكون البراعم . لاحظ الباحثون أن استخلاص عصارة الخشب للنباتات ذات البراعم الساكنة تحتوى على معدل أعلى من حمض الأبسيسك عن تلك العصارة للنباتات ذات البراعم غير الساكنة ، كما أن نمو البراعم لا يبدأ إلا بعد هبوط مستوى حمض الأبسيسيك في الدراسات المبكرة لإيجلز ووارنج (Eagles and Wareing 11) فقد وجد أن تأثير حمض الأبسيسيك على استحثاث سكون البراعم يمكن التغلب عليه بإضافات من حمض الجبريليك . هذه الحقيقة تدل على أن الجبريلينات ربما تشترك في تنظيم سكون البراعم المعاملة بالبرودة اللازمة للعديد من البراعم لكسر السكون ربما تعنى استحضار الجبريلينات الطبيعية إلى مستوى لازم لكسر السكون . وحقيقة ارتفاع تركيز المواد الجبريلينية التشابه gibberellin-like قد وجدت في النباتات المزهرة ذات احتياجات البرودة عن النباتات غير المزهرة (13, 28) ، وذلك يؤيد أن مستوى الجبريلينات الطبيعية يزداد بانخفاض الحرارة ، بالتالى فإن سكون البراعم في بعض الأنواع الخشبية يمكن أن تنظم بالتوازن أو التناسب بين هرمونات المحثة للسكون والجبريلينات .

لا بد أن نؤكد مرة أخرى أن هناك بعض الدراسات التى ترى أن حمض الأبسيسيك ليس له تأثير على استحثاث سكون البراعم . على سبيل المثال ، بالإضافة المباشرة لحمض الأبسيسيك إلى قمم المجموع الخضرى أو إلى الأوراق لا تسبب سكون البراعم . وأيضاً في بعض النبات (الإسفندان الأحمر ⁽¹⁾ red maple على سبيل المثال) فإن حمض الأبسيسيك الطبيعى لا يزداد بالمعاملة بالنهار القصير ، وبالتالى فإن حمض الأبسيسيك ربما لا يكون المنظم العام لسكون البراعم في المملكة النباتية .

سكون براعم درنات البطاطس Dormancy of Potato Tuber Buds

يعتبر سكون براعم درنات البطاطس من الأمثلة الجيدة لسكون البراعم في النباتات العشبية أو غير العشبية . فدرنة البطاطس عبارة عن ساق أرضية متحورة متشعبة لحمية والتي تحتوى على العديد من البراعم في أماكن يطلق عليها اسم « العيون » « eyes » . ولو وضعنا درنات البطاطس الحديثة الحصاد تحت ظروف مُثلى للنمو ، فإن تزييعها لا يأخذ طريقه ، وهذا لا يرجع إلى السيادة القمية Apical dominance الشائعة في البطاطس ، حيث يوجد السكون في كل برعم على حدة عندما يفصل هذا البرعم عن الدرنة . التخزين الجاف عند ٣٥°م أو التخزين الرطب على ٢٠°م يزيل سكون براعم درنات البطاطس ، حيث يبدو أن الحرارة المنخفضة ليس لها تأثير (41) .

المواد المثبطة للنمو Growth-Inhibiting Substances

في سلسلة من الدراسات على سكون براعم درنات البطاطس ، وجد همبرج Hemberg (15, 16, 18) أن المواد المستخلصة من قشور درنات البطاطس الساكنة قادرة على أن تضاد تأثير أندول حمض الخليك (IAA) في اختبار الانحناء لغمد ريشة الشوفان (Avena coleoptile curvature test) . ومجموعة المثبطات التي استخلصها همبرج وجد أنها تتكون من حمض ومركبات متعادلة . المثبطات الحامضية لا يمكن أن تدرك أو تلاحظ عند انتهاء السكون (19) . والمثبط الموجود في قشور درنات البطاطس الساكنة هو المثبط بيتا (3, 48) inhibitor-β وهو معقد من المركبات العضوية تم تحديده لأول مرة بواسطة بنت - كلارك وكيفورد Bennet- Clark and Kefford (1) من الفصل الكروماتوجرافى الورقى للمستخلصات النباتية . ومن الجدير بالذكر أن المثبط بيتا قد استُخلص أيضاً من البراعم الساكنة للإسفندان الفضى Silver maple (23) .

لاحظ الباحثون لإرتباط بين الزيادة والنقص في المثبط بيتا فيما يخص بوجود أو زوال سكون براعم البطاطس ، كما أن هذا المثبط قد تم استخلاصه من البراعم الساكنة على الأقل من نوع خشبي واحد . بالإضافة إلى ذلك فإن حمض الأبسيسيك بجرعة صغيرة جداً يمنع بالكامل تزييع (sprouting) براعم البطاطس .

(١) اسمه العلمى (Acer saccharinum L.) وهو يتبع العائلة الإسفندانية Aceraceae . وقد يسمى أيضاً الإسفندان الأبيض white maple وهو شجرة عملاقة من الأشجار الخشبية واسم النوع saccharinum يعنى عريبا السكرى .

المركبات التي تكسر سكون البراعم Compounds Breaking Bud Dormancy

تنظيم كسر السكون له أهمية علمية أكاديمية بالإضافة إلى أهميته التطبيقية الاقتصادية . التحكم في وقت كسر السكون بالاستخدامات الصناعية للظروف البيئية أو باستخدام المركبات النشطة ربما يقدم بعض الميكانيكيات المصاحبة للسكون ، وبالتالي تضيف المزيد إلى معلوماتنا عن العملية كلها . زوال السكون بالاستخدامات الصناعية عادة ما يساعد المزارعين بطريقة اقتصادية . على سبيل المثال إزالة سكون براعم درنات البطاطس المحصودة حديثاً يمكن أن تسمح لبعض المزارعين بزراعة عروة أخرى لو أن طول فترة موسم النمو يسمح بذلك^(١) . وقد وجد بعض الكيماويات المفيدة في إزالة سكون البراعم وهى : ٢ كلورو إيثانول 2-chloroethanol ، والثيويوريا thiourea والجبريلينات gibberellins . وسوف نتناول تلك المركبات فيما يلي :

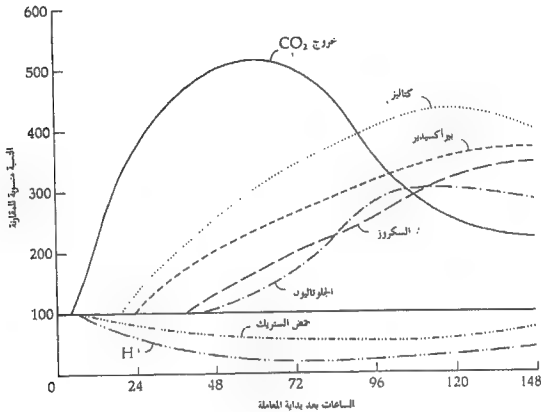
٢ - كلورو إيثانول 2-chloroethanol : أظهرت الدراسات المتقنة على تأثير كسر السكون التي قام بها ديني (8,9) Denny على المركبات العديدة المختلفة قد أوجدت مركب نشط بصفة خاصة هو : ٢ كلورو إيثانول ، وهذا المركب له تأثير فعال في استحثاث تزييع درنات البطاطس الساكنة ، مع الأخذ في الاعتبار مدى الأمان الواسع بين الجرعة المنشطة والسامة . بالإضافة إلى ذلك يبدو أن الكلورو إيثانول قد ثبت أنه ينجح في كسر سكون البراعم في أشجار الفاكهة عندما يضاف على صورة بخار (vapor form) .

تغيرات أيضية متعددة يمكن أن تأخذ طريقها كنتيجة لإضافة ٢ - كلورو إيثانول ودراسة تأثيره على سكون براعم درنات البطاطس أوضحت أنه توجد زيادة في التنفس وفي نشاط إنزيمات الكاتاليز catalase والبيروكسيداز peroxidase ، والسكريز والجلوتاثيون glutathione ، وأن هناك انخفاض في أيونات H^+ وتركيز حمض الستريك . ومن المحتمل أن حمض الستريك يستهلك كمادة تنفسية ونقصه يسبب انخفاض في تركيزات أيونات H^+ وشكل ٢٣ - ٥ يوضح هذه العلاقات .

الثيويوريا Thiourea (NH_2CSNH_2) : بالرغم من أن الثيويوريا ليست بكفاءة ٢ - كلورو إيثانول ، إلا أن الثيويوريا قد ثبت أنها تدفع التزييع في درنات البطاطس الساكنة . للثيويوريا تأثير غير طبعي حيث أنها ربما تسبب نمو عدة منشئات برعمية في العين الواحدة ، فقد ظهر للباحثين عديد من الأفرخ المزرعة sprouts قد يصل عددها إلى

(١) كما هو الحال في زراعة البطاطس في مصر في عروتين في موسم النمو .

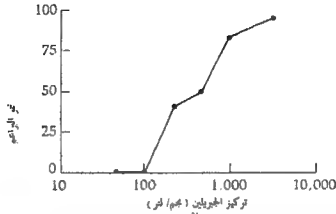
ثمانية أفرخ من العين الواحدة (7) . وعلى النقيض فإن ٢ - كلورو إيثانول يسبب نمو فرخ واحد فقط في كل عين . ومن المفيد أن نذكر أن نقص الأوكسجين له تأثيراً مشابهاً إلى حد ما للثيووريا حيث أنه يسبب تضاعف الأفرخ المزرعة (40) .



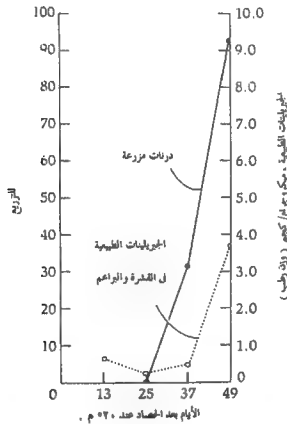
شكل ٢٣ - ٥ : تأثير ٢ - كلورو إيثانول على أبيض درنات البطاطس .

عن : L.P. Miller et al. 1936. Contr. Boyce Thompson Inst. 8:41. Redrawn from W. Crocker. 1948. Growth of Plants. New York Reinhold

الجبريلينات Gibberellins : تلك حالة خاصة وهي أن تعمل الجبريلينات في كسر سكون البراعم . وعلى النقيض من ٢ - كلورو إيثانول والثيووريا فإن الجبريلينات مركبات طبيعية وربما تكون عامل منظم في عملية سكون البراعم (أنظر شكل ٢٣ - ٦) . فقد عرفنا من شرحنا السابق أن الجبريلينات لها تأثير كبير على سكون المجموع الخضري والبنور وتشجع نمو كل منهم عندما تضاف إلى النبات . ولابد أن نرجع منطقياً أن الجبريلينات تستطيع أيضاً كسر سكون البراعم . هذا التأثير قد ثبت بنجاح باهر في درنات البطاطس الساكنة (32, 33) وفي براعم الخوخ Peach الساكنة (10) . وبصفة عامة



شكل ٢٣ - ٦ : تأثير إضافة الجبريلينات على كسر سكون براعم الخوخ صنف إلبيرتا Elberta Peach . عوملت البراعم في مارس بعد ١٦٤ ساعة من التعرض لدرجة حرارة أقل من ٨° م
 عن : C.W. Donaho and D.R. Walker. 1957. Science 126:1178. Redrawn from Plant Growth and Development by A.C. Leopold. Copyright (c) 1964 McGraw-Hill Book Company. Used with the permission of McGraw-Hill Book Company.



شكل ٢٣ - ٧ : العلاقة بين ترويع درنات البطاطس صنف ريدبونتياك Red Pontiac potato ومستوى الجبريلينات الطبيعية في قشرة وبراعم البطاطس خلال وبعد فترة الراحة .
 عن : O.E. Smith and L. Rappaport. 1961. In R.F. Gould, ed, Gibberellins Advances in Chemistry Series. Am. Chem. Soc. 28:42

في النباتات المحتاجة إلى فترة حرارة منخفضة لكسر السكون ، فإن الجبريلين يعتبر بديل للمعاملة بالبرودة ويدفع إلى إنهاء السكون (أنظر شكل ٢٣ - ٧) .

أُجريت كثير من البحوث عن تأثير الجبريلينات على سكون براعم البطاطس . يمكن أن يُحث الجبريلين تزييع درنات البطاطس وهي ما زالت على النبات (24) ، وفي الدرنات المحصودة عند أى وقت في فترة سكونها ، وبالتالي استحثاث التزييع بالجبريلينات ربما يحدث في أى وقت من بداية تكوين الدرنات في النبات إلى نهاية فترة السكون (38) . جدول ٢٣ - ٥ يدل على القابلية الواضحة للجبريلينات في استحثاث التزييع عندما يضاف رشاً على النباتات قبل أربعة ، وإثنان ، وأُسبوع من الحصاد .

ربما تلعب الجبريلينات الطبيعية داخل النبات دوراً رئيسياً في التحكم في السكون . هذا الافتراض قد أُيد بشدة بالعديد من الدراسات . على سبيل المثال ، ففي عام ١٩٥٩م وجدت مركبات « الجبريلينات - المشابهة » (gibberellin-like) في درنات البطاطس ، ومستويات مرتفعة في الدرنات « المزعة » عن الدرنات حديثة الحصاد . وأيضاً يظل الجبريلين الطبيعي منخفضاً خلال فترة السكون ، إلا أنه يرتفع ثلاثون ضعفاً بعد بدأ التزييع (أنظر شكل ٢٣ - ٧) .

جدول ٢٣ - ٥ : النسبة المئوية لدرنات البطاطس المزعة عند الحصاد وذلك لنباتات عوملت بالرش الورقي للجبريلين قبل الحصاد بأربعة أسابيع وأُسبوعين وأُسبوع واحد .

الجبريلين (مجم / لتر)	% للدرنات المزعة عند الحصاد		
	١ أسبوع	٢ أسبوع	واحد أسبوع
0	0.0	1.4	0.2
10	3.0	1.5	1.5
50	58.3	18.0	0.4
100	75.6	34.3	2.1
500	83.6	50.0	5.8

مصدره : L.F. Lippert, L. Rappaport, ant H. Timm. 1958.

Systematic induction of sprouting in white white potatoes foliar applications of gibberellin, Plant Physiol 33:

كسر السكون من خلال منع تثبيط الجين^(١)

Breaking of Dormancy Through Gene Derepression

أظهرت الملاحظات أن الفعل الأولى في كسر سكون براعم البطاطس ربما يصاحب منع تثبيط الجين (أنظر الفصلان السابع عشر والتاسع عشر) . جينوم genome براعم البطاطس الساكنة يكون بالكامل مثبط - أى أن براعم البطاطس الساكنة ينقصها قابلية تمثيل الـ RNA داخل الخلايا ، والكروماتين المعزول منها لا يستطيع تعضيد الـ DNA - الممثل للـ RNA حتى ولو تم تخضين براعم البطاطس بمخلوط يحتوى على جميع المكونات التي يحتاجها هذا التمثيل . وعلى النقيض ، فإن براعم البطاطس غير الساكنة تُعصد الـ DNA النشط في تمثيل الـ RNA .

وجد تيان ويونر Tuan and Bonner (47) أن المعاملة بـ إيثيلين كلوروهيدرين ethylenechlorohydrin لبراعم البطاطس الساكنة تسبب سرعة تمثيل الـ RNA في البراعم (أنظر جدول ٢٣ - ٦) . وقد اقترحا أن ميكانيكية عمل الـ ٢-كلورو إيثانول (2-chloroethanol) في كسر سكون البراعم ربما ترجع إلى منع تثبيط الجينات المثبطة . والـ RNA الجديد وتمثيل البروتينات الجديدة الناتجة من منع تثبيط الجينات لابد حينئذ أن تحفز نمو البراعم (أى تكسر سكونها) .

إضافة الجبريلين إلى أنسجة نباتية ساكنة معينة يمكنه تحفيز تمثيل RNA جديد وبناء بروتين جديد وبالتالي فإن الجبريلين ربما أيضاً له قدرة على منع تثبيط الجينات المثبطة . وبالتالي فإن ٢-كلورو إيثانول يقلد (mimics) فعل الجبريلين على براعم البطاطس الساكنة ، فمن المحتمل بالكامل أن الجبريلين مثل ٢-كلورو إيثانول يكسر سكون هذه البراعم بإنهاء تثبيط الجينات . على النقيض فإن حمض الأبسيسيك يثبط الـ DNA الذى يمثل الـ RNA وتمثيل البروتينات ويضاد فعل الهرمونات النباتية الأخرى (الجبريلينات والسيتوكينينات) . يلزم المزيد من الدراسات على تبادل الفعل بين هذه الهرمونات مع الـ DNA حتى تأتى ثمارها للعلم والزراعة .

(١) أى تثبيط جين ساكن .

جدول ٢٣ - ٦ : تأثير الإيثيلين كلوروهيدرين على التحو وتفتيل RNA في براعم البطاطس الساكنة .

القياسات	الأيام بعد المعاملة بالإيثيلين كلوروهيدرين			
	0	2	6	10
الوزن الرطب للبراعم (مجم)	0.40	0.48	12.0	65.6
محتوى الـ RNA (ميكروجرام/برعم)	4.0	5.6	15.2	64.2
معدل تفتيل الـ RNA (ملل ميكروجرام/٢,٥ ساعة/برعم)	0.03	0.08	0.86	2.5
معدل تفتيل الـ RNA لكل وحدة DNA برعمية (ملل ميكروجرام RNA/مغلة/ميكروجرام DNA/٢,٥ ساعة) .	0.020	0.048	0.37	0.23

مصدره :

Source : From J. Bonner. 1965. Plant Biochemistry . New York : Academic Press, p. 859

الأسئلة

- ٢٣ - ١ ما هو السكون ؟ هل هناك استعداد وراثي في النباتات للتحكم في السكون ؟
- ٢٣ - ٢ إشرح أهمية السكون بين النباتات النامية في المناطق الجافة .
- ٢٣ - ٣ إشرح خمس ميكانيكيات تتحكم في سكون البذور خاصة أثناء إنباتها .
- ٢٣ - ٤ عرف الإصطلاحات التالية : التخديش scarification ، فترة ما بعد النضج afterripening ، التنضيد (الكمر) stratification .
- ٢٣ - ٥ إشرح بعض الطرق التي تؤثر من خلالها الحرارة على إنبات البذور .
- ٢٣ - ٦ اذكر بعض أسماء الكيماويات الشائعة في تشجيع إنبات البذور . ما الذي تعتقده في وظيفة كلا منها في هذا التشجيع ؟
- ٢٣ - ٧ اذكر أسماء منبهات الإنبات التي توجد طبيعيا .
- ٢٣ - ٨ هل حمض الأبسيسيك مشجع سكون حقيقي ؟ إشرح إجابتك .
- ٢٣ - ٩ يعتبر تزييع البطاطس أثناء التخزين مشكلة إقتصادية هامة . ما هي المواد التي يجب أن تستخدمها لمنع إنباء براعم درنات البطاطس ؟
- ٢٣ - ١٠ إشرح الملاحظات التي ترجح أن سكون البراعم يتحدد وراثيا .

قراءات مقترحة

- Bewley, J.D. 1979. Physiological aspects of dessication tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:195-238.
- Chen, S.S.C., and J.E. Varner. 1970. Respiration and protein synthesis in dormant and after-ripened seeds of *Avena fatua*. *Plant Physiol.* 46:108-112.
- Firn, R.D., R.S. Burden, and H.F. Taylor. 1972. The detection and estimation of the growth inhibitor xanthoxin in plants. *Planta* 102:115-126.
- Halloin, J.M. 1976. Inhibition of cotton seed germination with abscisic acid and its reversal. *Plant Physiol.* 57:454-455.
- Pilet, P.E. 1977. Growth inhibitors in growing and geostimulated maize roots. In P.E. Pilet, ed. *Plant Growth Regulators*. New York: Springer-Verlag.
- Taylorson, R.B., and S.B. Hendricks. 1977. Dormancy in seeds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:331-354.
- Vegis, A. 1964. Dormancy in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15:185-224.



ملحق أ

Colloids

الغرويات

عند وضع التربة الطينية العادية في الماء ورجها في الحال فإنه ينتج عن ذلك سائل زئبقى murky liquid يظهر بلون بني متجانس . لو ترك هذا الخليط في مكان هادئ حتى يَسْكُن فإنه يَرُوق بسرعة حيث تترسب الدقائق الكبيرة في القاع ثم يعقبها الدقائق الأصغر . وبعد فترة مناسبة من الوقت فيظهر أن جميع الدقائق لم ترسب حيث أن هناك دقائق دقيقة جداً very minute soil particle والتي تسمى ميسيلات الطين تظل معلقة في الماء ، وهذا الناتج الثابت من الخليط المتجانس (الماء مع ميسيلات الطين) يعرف بالغروى Colloid . ويعرف الطور المعلق suspended phase بالطور المنتثر dispersed phase أما البيئة media التي ينتثر فيها الطور المعلق فتسمى بيئة الإلتثار dispersion medium أو بالطور المستمر continuous phase .

وأول من اقترح تسمية الغرويات هو جراهام Graham في عام ١٨٦١ م وهذه الكلمة مشتقة من الكلمتين اليونانيتين (كولا kolla) والتي تعني الغراء glue والكلمة الثانية هي «eidos» والتي تعني الشبيه (like) . وقد استخدم جراهام هذا الإصطلاح للتعبير عن التحضيرات الشبيهة بالغراء glue like preparations مثل بعض محاليل بروتينات معينة والتحضيرات السائلة للصبوغ النباتية vegetable gums مثل الصمغ العربي^(١) gum arabic ، واليوم يستخدم إصطلاح الغرويات كإصطلاح عام ليشمل عديد من الغرويات شبه المعلقات colloidal suspensions^(٢) والتي تعتبر بعيدة الشبه عن مشابهاة الغراء .

(١) يستخرج الصمغ العربي من شجرة سبط الصمغ العربي والتي يعرف إسمها العلمي بـ (Acacia senegal) ويعرف إسمها الإنجليزي sudan gum arabic أى شجرة الصمغ السوداني العربي حيث تعتبر السودان أكبر دولة مصدرة لهذا الصمغ منذ أكثر من ٢٠٠٠ سنة مضت ، وهو أجود أنواع الصمغ النباتية المعروفة وله استخدامات إقتصادية كبيرة جداً .

(٢) نحن نعر عنها بشبه المعلقات suspensoid sol للتفريق بينها وبين المعلقات حيث أن الصمغ الوارد هنا هي الغرويات المعلقة colloidal suspensions .

وغرويات شبه المعلقات colloidal suspensions غير محدودة فقط في انتشار المادة الصلبة في السائل ، فالطور المستمر يمكن أن يكون مادة سائلة أو غازية أو صلبة . فالدخان عبارة عن مادة صلبة منتشرة في غاز والبن والميونيز mayonnaise ما هي إلا أمثلة لسائل منتشر في سائل، والحجر الخفاف Pumice stone ما هو إلا مثلاً للغاز المنتشر في مادة صلبة . وفي تناولنا لهذا الموضوع فسوف نهتم بالطرازين العامين لشبه المعلقات وهما : النظم السائلة sols تلك النظم الغروية ذات صفات السيولة fluidity ؛ أما النظم الثابتة فهي النظم الصلبة (جيلات gels) تلك النظم التي ينقصها صفات السيولة .

قياسات الأبعاد الغروية Colloidal Dimentions

يتراوح أبعاد دقائق particles الغرويات في الحجم ما بين ١ إلى ٢٠٠ نانومتر ، والنانومتر عبارة عن ١ / ١٠٠٠ ميكرون (μ microne) أى ١ / مليون من المليمتر . وبالرغم من صغر مثل هذه الحجوم إلا أنه لا يقترب من الحجم الدقيق للجزيئات molecules . فالدقائق الغروية من الصغر بحيث لا ترى بالميكروسكوب الضوئى ولكنها كبيرة بدرجة كافية بحيث أنها تشتت الضوء scatter light ، ويمكننا الكشف وإدراك أبعاد الدقائق الغروية باستخدام الميكروسكوب الإلكتروني . وحجم الدقائق الغروية إلى حد ما يقع ما بين حجم جزيئات المواد المذابة في المحاليل الحقيقية وحجم الدقائق التي توجد في المعلقات غير الثابتة في المحلول .

النظم الغروية Colloidal Systems

يمكن تقسيم الغرويات المنتشرة في السوائل إلى نوعين عامين يعرف النوع الأول منها بالنظام المحب لوسط الإنتثار lyophilic ، أما النظام الثانى فيعرف بالكاره لوسط الإنتثار lyophobic . وفي النظام المحب لوسط الإنتثار فإن الطور المنتثر وسائل الإنتثار يتجاذب كل منهما مع الآخر ، أما في النظام الكاره لوسط الإنتثار فإن كلا من الطورين يدرأ ويقاوم كل منهما الآخر . ولو أن وسط الإنتثار هو الماء فإننا نستخدم لإصطلاح محب للماء hydrophilic (أى المحب للماء water- loving) والكاره للماء hydrophobic (أى الكاره للماء water|fearing) .. وعندما نضع مادة صلبة مثل النشا starch أو الجيلاتين gelatin أو الآجار agar إلى ماء ساخن فإن كمية كبيرة من الماء ترتبط مع دقائق المادة الصلبة ليتكون غروى سائل محب للماء hydrophilic colloidal sol وسائل مثل هذا النوع من الغروى يتكون بسهولة ولا يُتعب في تحضيره طرق خاصة . ودقائق المادة المنتشرة

للغروى المحب للماء تعتبر من المجففات hydrated أى أن جزيئات الماء تُدمص إلى أسطح تلك الدقائق . فجزئيات الماء القريبة من أسطح الدقائق تُدمص وترتبط بقوة أكبر من تلك الجزئيات المائية الأبعد عن تلك الدقائق والتي تُدمص وترتبط بقوة أقل عن تلك الأكثر قرباً .

والغرويات الكارهة للماء تتكون بصفة عامة من مواد ذات طبيعة غير عضوية ، وفي معظم الأحيان يكون تحضير مثل هذا النظام الغروى أصعب من تحضير الغرويات المحبة لوسط الإنتشار ، حيث قد تستخدم طرق التكثيف condensation methods في العادة لتحضير تلك المحاليل الغروية الكارهة لوسط الإنتشار السائل . وفي هذه الطرق فإن الجزئيات الصغيرة تُستحث إلى التجمع aggregate^(١) وبالتالي تتكون دقائق الغروى ، وبصفة عامة يتبع في ذلك التفاعلات الكيميائية . على سبيل المثال لو خلطنا محلول مركز من كلوريد الحديدك ferric chloride بماء ساخن فيتكون غروى شبه المعلق ذا اللون الأحمر الداكن من أيروكسيد الحديدك ferric hydroxide . يتأين $FeCl_3$ حيث يتكون أيروكسيد الحديدك $Fe(OH)_3$ من أيونات الحديدك المنتشرة في الماء . ونفس التفاعل يحدث في الماء البارد إلا أنه يُسرّع من هذا التفاعل باستخدام الماء الساخن وتجمع جزئيات $Fe(OH)_3$ ليتكون دقائق الغروى للطور المنتثر :



وبنفس الطريقة يمكن تحضير غروى شبه المعلق من زرنينيات الكبريتيد arsenic sulfide .



المستحلبات Emulsions

يمكننا تحضير مستحلب غير ثابت بالرج الشديد لسائلين معاً عديمي الإمتزاج^(٢) immisible حيث تنتثر نقيطات droplets إحدى السائلين (الطور المنتثر dispersed phase) خلال السائل الآخر (وسط الإنتشار dispersion medium) ، إلا أن هذه النقيطات الدقيقة لها ميل إلى الإندماج لتتكون نقيطات أكبر فأكثر حتى يتكون سطح انفصال distinct layer ويصبح السائلين منفصلين مرة أخرى^(٣) .

(١) في الواقع يمكن تحضير دقائق غروية لبعض المواد بتجزئىء وطحن حبيبات المواد الكبيرة بمطاحن خاصة مثل تحضير الكبريت الميكرونى وهذه الطرق تعرف بطرق التجزئىء .

(٢) من السوائل عديمة الإمتزاج مع الماء : الزيت - البنزين - الإيثير - الزيلول - الهكسان إلخ

(٣) بالطبع يرجع عدم الثبات هذا إذا ترك المحلولين المكونا للمستحلب في حالة سكون بعد الرج الشديد في مكان هادئ .

ويمكن جعل المستحلب ثابتاً بإضافة عامل مُستحلب^(١) emulsifying agent حيث تعمل هذه المواد إما : (١) بتقليل التوتر السطحي surface tension للسوائل ، وبالتالي تقلل ميل النقيطات الصغيرة إلى الإلتحام combine ، (٢) أو بتكوين طبقة واقية protective layer أى بتكوين « شريط رقيق » «film» حول النقيطات وبالتالي تعمل على استحالة عملية الإلتحام . فاللبن هو مثل المستحلب العام الشهير حيث يتكون من الزبد الدهنى butter fat المُنتثر فى الماء مع الكازين^(٢) الذى يعمل كعامل مُستحلب .

خواص شبه المعلقات Properties of Colloidal Suspension

تأثير تندال Tyndall Effect^(٣)

إذا أمررنا حزمة ضوئية قوية ضيقة فى حجرة مظلمة ونظر إليها من زاوية صحيحة فإننا نرى هذه الحزمة وذلك لأن بعض الضوء تشتت scattered فى اتجاه الناظر ، ويرجع تشتت الضوء إلى وجود دقائق الغبار dust particles الغروية سابحة فى الهواء^(٤) . وتعرف هذه الظاهرة بتأثير تندال نسبة إلى مُكتشفها .

لو أمررنا حزمة ضوئية ضيقة خلال المحلول الحقيقى true solution فلا يمكننا إدراك أو ملاحظة مروره ، وعلى النقيض من ذلك لو أمررنا هذه الحزمة الضوئية الضيقة الشديدة القوة خلال غروى شبه المعلق فيمكننا ملاحظة وإدراك مرور هذه الحزمة . حيث أن دقائق الطور المنتثر كبيرة بدرجة كافية لإحداث تشتت فى الضوء الساقط عليها ، أما دقائق المحاليل الحقيقية فتكون من الصفر لدرجة لا تسمح بهذا التشتت . وبالتالي يمكننا استعمال تأثير تندال للتمييز بين غروى شبه المعلق والمحلل الحقيقى . لاحظ أننا لا يمكن أن نرى حقيقة دقائق غروى شبه المعلق ولكننا نستطيع أن ندرك ونكتشف وجودها من خلال قابليتها فى تشتت بعض الأشعة الضوئية التى تسقط عليها .

(١) من العوامل المستحلبة الصابون واللبن الفرز (أى كازين اللبن) إلخ .

(٢) الكازين هو بروتين اللبن الذى يتخثر (يتجبن) أثناء صناعة الجبن وهو المكون البروتينى الأساسى لب اللبن حيث توجد بروتينات أخرى مثل اليوميون اللبن .

(٣) قد تعرف أيضاً بظاهرة تندال Tyndall phenomenon .

(٤) يعتبر خليط دقائق الغبار فى الهواء غروى فالطور المنتثر هو الغبار (صلب) ووسط الانتثار الهواء (غاز) .

الحركة البراونية Brawnian Movement

يمكننا استخدام الميكروسكوب للكشف عن تأثير تئدال ودراسة بعض خواص الغرويات شبه المعلقة . والقاعدة الرئيسية هنا هي استخدام حقل الإضاءة المظلم - dark field illumination ، والذي يمكن الحصول عليه في الميكروسكوب من خلال استخدام مكثف خاص بحيث تعمل البؤرة fucuses فيه على تجميع الحزمة الضوئية في نقطة واحدة والتي لا تسمح لهذه الحزمة الضوئية المتجمعة بعدم الدخول إلى العدسة الشيئية للميكروسكوب وذلك من خلال ضبط وتصويب مسرح stage الميكروسكوب بزاوية انحراف معينة . وبسبب حقيقة عدم دخول ضوء إلى العدسة الشيئية فإن الشريحة الزجاجية النظيفة سوف تظهر بالكامل سوداء ، إلا أننا لو سمحنا للحزمة الضوئية المتجمعة في نقطة واحدة بالمرور خلال غروى شبه المعلق فإن بعض دقائق الغروى الدقيقة سوف تعمل على تشتيت بعض الضوء الذى يسقط عليها ، وبعض الضوء المشتت هذا سوف يدخل إلى العدسة الشيئية ، وبالتالي يسمح لنا باكتشاف وإدراك وجود الدقائق الغروية كنقط لامعة ضوئياً بالنسبة للأرضية أو الخلفية المظلمة . هذه النقطة اللامعة من الضوء تظهر في حركة عشوائية غير منتظمة الطراز وتبين حركة دقائق الغروى في شبه المعلقات . وتنشأ الحركة العشوائية من القذائف غير المتساوية بين دقائق الغروى وبين جزيئات وسط الانتثار^(١) . ودقائق الغروى صغيرة بدرجة كافية بحيث أنها تتحرك في الجزيئات الأقل مقاومة أى في الاتجاه الذى يحولها إلى الثبات . وهذه الحركة العشوائية للدقائق الصغيرة جداً في غروى شبه المعلقات تعرف بالحركة البراونية Brawnian movement نسبة إلى عالم النبات براون^(٢) أول من شرح هذه الحركة . والحركة البراونية لا يمكن ملاحظتها في المحلول الحقيقى وبالتالي تقدم لنا بعداً جديداً للتمييز بين غروى شبه المعلقات والمحاليل الحقيقية .

الترشيح Filtration

على الرغم من أننا لا نستطيع فصل الطور المنتثر عن وسط الانتثار بورق الترشيح العادى ، إلا أننا يمكن أن نفصل دقائق الغروى من وسط الانتثار بالمرشحات الفوقية

(١) يمكن تعليلها أيضاً بأنها تنشأ عن الصدام بين دقائق الغروى والحملة بشحنات كهربية متشابهة وبالتالي يحدث التناثر فيما بينها وتظل على هذا الحال طالما أنها محملة بهذه الشحنات .

(٢) أكتشف براون هذه الحركة على معلقات حبوب اللقاح وقد عزاها في أول الأمر إلى حيوية حبوب اللقاح ثم لم يس أن وجدها في شبه معلقات غير حية .

ultrafilters . وتتكون المرشحات الفوقية من استرات السيلولوز غير الفعالة حيويًا (أى المرشحات ذات الثقوب الدقيقة جدا millipore filters) والتي تتكون ثقوبها من حجوم تتراوح ما بين ١٠ نانومتر إلى ٥ ميكرون . ولما كانت دقائق الغروى تتراوح فى الحجم ما بين ١ إلى ٢٠٠ نانومتر لذلك فمن السهل فصل طَوَرَى غروى شبه المعلق ، فى معظم الأحيان باستخدام هذه المرشحات . إلا أننا لا نستطيع فصل مكوفى المحلول الحقيقى بهذه الطريقة .

الإدمصاص Adsorption

يعرف ميل الجزيئات أو الأيونات إلى الإلتصاق على أسطح المواد الصلبة أو السائلة بالإدمصاص Adsorption . ولما كانت هذه هى ظاهرة أسطح surface phenomenon لذلك فإن السعة الإدمصاصية adsorptive capacity تتوقف على كمية الأسطح المعرضة وأيضاً على الطبيعة الكيميائية للمكونات المشتركة . وعلى ضوء ذلك فليس من المدهش فى أن السعة الإدمصاصية لشبه المعلقات الغروية تكون عالية للغاية بالنسبة للوزن المعطى من الدقائق الغروية . على سبيل المثال كمية مساحة الأسطح المعرضة لمكعب (cube) أبعادها ١ سم هى ٦ سم^٢ (١) وإذا ما قسم هذا المكعب إلى مكعبات أبعادها الطولية ٠,١ ميكرون فإن كمية مساحة الأسطح المعرضة للمكعبات المقسمة الناتجة لا بد أن تكون ٦ × ٥١٠ سم^٢ أى ٦٠٠٠٠٠ سم^٢ ، أى بزيادة فى مساحة الأسطح مقدارها ١٠٠٠٠٠ مرة أعلى من المساحة الأصلية للمكعب الأصيل (٢) . وبما لا يدع مجالاً لأدنى شك فإن معظم الأهمية الوظيفية للنظم الغروية الموجودة فى الخلايا الحية تعتمد على سعتها الإدمصاصية الواسعة .

(١) بالطبع لأن كل وجه من أوجه المكعب مساحة ١ سم^٢ وبالطبع المكعب له ست أوجه فيكون مجموع مساحة سطوحه هى ٦ سم^٢ .

(٢) عدد المكعبات الناتجة = ١٥١٠ ومساحة أسطح كل مكعب ٠,١ × ٠,١ × ٠,١ = ٠,٠٠١ ميكرون^٢ ويكون ناتج مساحة أسطح المكعبات الناتجة هو ١٥١٠ × (٠,١ × ٠,١ × ٠,١) = ١٣١٠ × ٠,٠٠١ ميكرون^٢ ولتحويل المساحة إلى سم^٢ = $\frac{١٣١٠ \times ٦}{٨١٠} = ٩$ سم^٢

$$٩ \text{ سم}^2 = ٨١٠ \times ٠,٠١ \times ٠,٠١ \text{ سم}^2$$

مع الأخذ فى الاعتبار ثبات كتلة المكعبات الناتجة مع المكعب الأصيل إلا أن التضاعف هنا تضاعف مساحة الأسطح الذى يعادل ١٠٠٠٠٠ مرة مساحة السطح الأصيل للمكعب الذى تم تجزيته .

الخواص الكهربية Electrical Properties

الدقائق الغروية بصفة عامة محملة بشحنات كهربية وهذه الشحنات إما أن تكون سالبة أو موجبة ، إلا أن هذه الشحنات تكون واحدة لجميع الدقائق في النظام الغروي الواحد . على سبيل المثال ، جميع دقائق غروي شبه المعلق من أيديروكسيد الحديد تكون محملة بشحنة كهربية موجبة ، أما جميع دقائق غروي شبه المعلق من كبريتيد الزرنيخ فهي محملة بشحنة كهربية سالبة .

وتنتج الشحنات الكهربية على الدقائق الغروية من الأيونات الحرة المدمصة الموجودة في وسط الإنتثار . وتفضل ادمصاص الأيونات الموجبة على أسطح الدقائق الغروية يكسبها شحنات موجبة ، أما تفضيل ادمصاص الأيونات السالبة على أسطح الدقائق الغروية فيكسبها شحنات سالبة . ففي شبه المعلق الغروي لأيديروكسيد الحديد فتكون جميع دقائق الغروي محملة بشحنات كهربية موجبة وذلك لأن أيونات الحديد (Fe^{3+}) التي تنطلق من تأين $FeCl_3$ يفضل ادمصاصها على أسطح دقائق الغروي لأيديروكسيد الحديد . والأيونات الحرة من الكلور (Cl^-) تنجذب إلى الشحنات الموجبة على الدقائق وبالتالي تسبب تراكم أيونات سالبة ثانوية حول الدقائق وتكون بما يعرف بالطبقة الكهربية المزدوجة electrical double layer . وفي نظام كبريتيد الزرنيخ فإن أيونات الكبريتيد (S^{2-}) يفضل ادمصاصها على أسطح دقائق غروي كبريتيد الزرنيخ ، وتنطلق أيونات الهيدروجين من تأين H_2S حيث تدمص ثانوياً على دقائق الغروي السالبة الشحنة .

وهناك طريقة واحدة لتحديد الشحنة الكهربية على دقائق غروي شبه المعلق وهي ملاحظة هجرة الدقائق على الأقطاب الكهربية عند وضع النظام الغروي في مجال حقل كهربي . وتحت تأثير تيار مباشر فجميع دقائق غروي شبه المعلق سوف تتحرك في اتجاه واحد . فلو أن الطور المنتثر موجب الشحنة فإن دقائق الغروي يمكن جمعها من على (الكاثود المهبط) Cathode (القطب السالب) ؛ ولو أن الشحنة سالبة فيمكن جمع هذه الدقائق من الأنود (المصعد) anode (القطب الموجب) . هذه الظاهرة عرفت في بادئ الأمر « بالهجرة الإنزالية الكهربية » Cataphoresis ، إلا أن استخدام اصطلاح الهجرة الكهربية electrophoresis أصبح الأوسع إنتشاراً الآن .

وحقيقة أن دقائق الغروي الواحد محملة بشحنات كهربية وأن جميع هذه الدقائق الغروية لشبه المعلق الواحد تحمل شحنات كهربية متماثلة ومتشابهة هي المسئول الأساسي

على ثبات غروى شبه المعلق ، حيث أن الشحنات المتشابهة تتنافر ، ولو كان الأمر غير ذلك لتجمعت دقائق الغروى وبالتالي فإن هذه الدقائق تترسب .

الترسيب Precipitation

هدم أو استبعاد الشحنة الكهربائية المزدوجة سوف تجعل دقائق غروى شبه العلق تتصادم collide وتتجمع وفي النهاية تترسب ، وهذه السلسلة المتتابعة يمكن إجرائها بإضافة الكتروليت electrolyte (أى بإضافة ملح متأين) على سبيل المثال ، إضافة حمض الأيدروكلوريك (HCl) إلى شبه المعلق الغروى لكبريتيد الزرنيخ سوف يسبب ترسيبه ، حيث يزداد تركيز أيونات الهيدروجين إلى درجة كبيرة بإضافة HCl بحيث أنه يسبب تكوين H_2S $2H^+ + S^{2-} \rightarrow H_2S$ وإزالة الشحنات السالبة من أيونات الكبريتيد تسبب تعادل الدقائق والمدى الذى تُحدثه الأيونات على الترسيب يتوقف على تكافؤها (valence) . فأيونات الصوديوم الأحادية التكافؤ monovalent ، على سبيل المثال ، تكون أقل تأثيراً من الأيونات الثنائية التكافؤ لأيونات الباريوم barium ion ، والتي بالتالى تكون أقل فاعلية وكفاءة من الأيونات ثلاثية التكافؤ لأيونات الألمنيوم .

فى بعض الأحيان يتم حماية الغروى من الترسيب وذلك بوجود غروى آخر ، حيث يبدو أن الغروى الأول يُكوّن شريط واقى protective film حول دقائق الغروى الآخر والجلياتين والصمغ العربى هما الغرويان المستخدمان على نطاق واسع فى هذا الشأن . على سبيل المثال فإن الغروى الهاليدى للفضة silver halids على صفائح ورق التصوير photographic plates يُحمى بالجلياتين على هذه الصفائح^(١) .

إحدى خصائص الغرويات السائلة المحبة للماء هى قابليتها تحت ظروف معينة لتكوين كتلة شديدة اللزوجة viscous شبه صلبة solidlike ، ولذلك فإن سائل الجلياتين المائى الساخن أو الآجار السائل عندما يبردا يكونان كتلة شبه هلامية jellylike تسمى بالجل (أى شبه المتصلب (غراوائى) gel) . وتحويل السائل إلى شبه الصلب تسمى (تجمد الغرويات gelation) ولو سخن جل الآجار أو الجلياتين مرة أخرى فإنه يتحول مرة أخرى إلى السائل تلك العملية التى تسمى « بإسالة الغروى » solation . وإضافة حمض الأيدروكلوريك المخفف إلى سيليكات الصوديوم sodium silicate سوف يكون سيليكات جل silica gel وهى غروى شبه المعلق لثانى أكسيد السيليكون المائى hydrated silicon dioxide .

(١) هذه الخاصية أيضاً شائعة فى تحضير الأدوية السائلة .



ملحق ب

إستعراض للجهد الهيدروجيني (pH) والمنظمات

Review of pH and Buffers

بدون أدنى شك فإن المحاليل الحامضية والقاعدية لها أهميتها الحيوية للنظم الحية ، حيث أن صنوفاً عديدة من المركبات سواءاً أكانت حامضية أو قاعدية تنتج خلال النشاط الأيضى للخلية . فالأحماض الأمينية والأحماض الدهنية والأحماض العضوية الوسطية لدورة كريس ما هي إلا أمثلة جيدة للأحماض الموجودة في النظم الحيوية . والبيورينات والبيريميدينات تلك هي القواعد النيتروجينية العضوية الشائعة في الخلايا والأساسية في بناء الأحماض النووية والمركبات الوسطية الغنية بالطاقة .

يمكن إدراك والتمييز بين الأحماض والقواعد بطرق عدة ، فالأحماض لها مذاق « مزر » (حامضى - حاذق sour) . فالليمون حامضى المذاق وذلك بسبب إحتواؤه المرتفع من حمض الستريك (حمض الليمونيك Citric acid) ، ويتحول اللبن إلى المذاق الحامضى (اللبن الزبادى) وذلك بسبب إنتاج حمض اللكتيك (حمض اللبنيك lactic acid) فيه وذلك بفعل البكتريا . تتحول صبغات طبيعية معينة من اللون الأزرق إلى اللون الأحمر عند معاملة الأحماض بالمعادن مثل الزنك فينفرد الهيدروجين المكون للحامض . وفي النهاية يمكننا القول بأن الحامض يمكن أن يتعادل مع القاعدة ليتكون الماء والملح .

القاعدة لها مذاق مر لاذع bitter taste وتستطيع أيضاً أن تحول لون صبغات طبيعية معينة ، والقواعد لها ملمس صابونى ، وبالطبع فإن القاعدة يمكن أن تعادل الأحماض ويتكون الملح والماء ، إلا أن هذه الخواص المميزة لا تدلنا عن أى شئ عن كيميائية الأحماض والقواعد ، فمازلنا مشغولين بالسؤال عن ماذا تكون الأحماض وماذا تكون القواعد ؟

طبيعة الأحماض والقواعد والأملاح Nature of Acids, Bases and Salts

الحامض هو ذلك الجزيء أو الأيون الذى يعطى (يمنح donate) البروتون (H^+) إلى جزيء أو أيون آخر . ولو أذيب حامض فى الماء فإنه يتفاعل مع الماء ويتأين . والتأين ionization يمكن تعريفه بأنه التفاعل بين المذاب solute والمذيب solvent حيث تنتج الأيونات ions .



حيث الحامض (HA) يتأين فيتكون الأيون الموجب (H^+) والأيون السالب (A^-) . والأيونات عبارة عن ذرات أو مجموعة من الذرات مشحونة بشحنات كهربية . والأيونات التى تحمل شحنات موجبة تعرف بالكتيونات Cations ، والأيونات التى تحمل شحنات سالبة تعرف بالأنيونات anions . وفى المحاليل المائية تهاجر الكتيونات إلى الألكترود السالب (الكاثود - أى المهبط cathode) أما الأنيونات فهى تهاجر إلى الألكترود الموجب (الأنود أى المصعد anode) وأيون الأيدروجين يسمى بروتون proton .

والقواعد ما هى إلا جزيئات أو أيونات تكتسب البروتون . ولو أذيت قاعدة فى الماء فإنها تتأين كما فى المعادلة : $BOH \rightleftharpoons B^+ + OH^-$ حيث أن القاعدة (BOH) تتأين لتتكون الأيونات الموجبة (B^+) والأيونات السالبة (OH^-) .

الإلكتروليتات واللاإلكتروليتات^(١) Electrolytes and Nonelectrolytes

الإلكتروليتات عبارة عن مواد يمكنها توصيل التيار الكهربى electric current عندما تذوب فى الماء . ومرور تيار كهربى خلال محلول مائى للإلكتروليتات ينتج عنه تحلل للإلكتروليت ، وهذه العملية تعرف بالتحلل الكهربى electrolysis . على سبيل المثال لو سُمح لتيار كهربى بالمرور فى محلول مائى لحمض الأيدروكلوريك ، فينتقل غاز الهيدروجين عند المهبط (الكاثود) وغاز الكلور عند المصعد (الأنود) anode . فالأحماض والقواعد والأملاح ما هى إلا إلكتروليتات وقابليتها للتوصيل الكهربى ينشأ من تلك الحقيقة ألا وهى أنها تكون أيونات محملة بشحنات كهربية عند إذابتها فى الماء . والسكريات والكحولات لا تتأين عند إذابتها فى الماء وبالتالي يطلق عليها ألالألكتروليتات .

(١) Electrolytes تعنى المحللات كهربياً أى المائيات .

قوة الأحماض أو القواعد Strength of Acids and Bases

السهولة التي يُغزلُ الحامض البروتون هي قياس لقوته ، فالأحماض القوية تُغزلُ البروتونات بسرعة ، بينما الأحماض الضعيفة فإنها تُغزلُ البروتونات ببطء . والقواعد القوية هي مركبات تكتسب البروتونات بسرعة ، بينما القواعد الضعيفة لها قابلية إمتزاج affinity ضعيفة جداً للبروتونات . في الغالب يأخذ التأين الكامل طريقه عند إذابة الأحماض القوية أو القواعد القوية في الماء . وعلى النقيض من ذلك فإن التأين القليل يأخذ طريقه عند إذابة الأحماض الضعيفة أو القواعد الضعيفة في الماء . جدول ب - ١ يبين قائمة للأحماض والقواعد والمتباينة القوة .

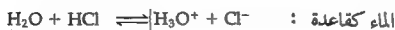
جدول ب - ١ : قوة بعض الأحماض والقواعد العامة الشائعة .

القوة	الأيونات	الصيغة الكيميائية	الحصص
قوى	$H^+ + Cl^-$	HCl	hydrochloric
قوى	$H^+ + HSO_4^-$	H_2SO_4	sulfuric
قوى	$H^+ + NO_3^-$	HNO_3	nitric
ضعيف	$H^+ + CH_3COO^-$	CH_3COOH	acetic
ضعيف	$H^+ + HSO_3^-$	H_2SO_3	sulfurous

القوة	الأيونات	الصيغة الكيميائية	القاعدة
قوى	$Na^+ + OH^-$	NaOH	sodium hydroxide
قوى	$K^+ + OH^-$	KOH	potassium hydroxide
ضعيف	$NH_4^+ + OH^-$	NH_4OH	ammonium hydroxide

المركبات المترددة Amphoteric Compounds

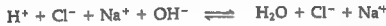
يعمل الماء كحامض ضعيف أو كقاعدة ضعيفة ، وهذا يعنى أن الماء يستطيع إما أن يمنح أو يكتسب البروتون . والأحماض الأمينية تلك المركبات التي تُكون جزيئات البروتينات هي أيضاً أمثلة جيدة لتلك المركبات التي يمكنها أن تعمل كأحماض ضعيفة أو كقواعد ضعيفة . والمركبات التي تعمل كأحماض وكقواعد يطلق عليها لإصطلاح المتردات . ومثل الماء الذي يعمل كقاعدة في وجود (HCl) وكحامض في وجود (NH_3) الذي يمكن توضيحه في المعادلتين التاليتين :



فالماء في وجود الأحماض القوية كحمض الأيدروكلوريك يعمل كقاعدة ويكتسب البروتون لتتكون أيونات الهيدرونيوم (H_3O^+) ، والماء في وجود OH^- الأمونيا - وهي قاعدة فيعمل كحمض ويمنح البروتون .

معادلة الأحماض أو القواعد Neutralization of Acids and Bases

لوحظت كميتان متكافئتين من محلولين مائين لحمض الأيدروكلوريك HCl وأيدروكسيد الصوديوم Na OH فإن خاصية الحموضة أو القاعدية تُفقد ، حيث يقال أن التعادل Neutralization قد حدث . ويحدث فقد الحموضة أو القاعدية بسبب أيونات الهيدروجين الحرة والتي تعطى المحلول خواصه الحامضية حيث تتفاعل مع أيونات الأيدروكسيل الحرة والتي تعطى للمحلول خواصه القاعدية ليتكون الماء ، حيث الصوديوم الحر والكلوريد الحر لا يدخل في التفاعل طبقاً للمعادلة التالية :



ولو تم تبخير الماء الناتج في هذا المحلول فإن بلورات كلوريد الصوديوم تبقى ، وبمعنى آخر يتكون الملح عند خلط محلول الحمض مع محلول القاعدة . على سبيل المثال عند إضافة محلول Na OH إلى محلول حمض الخليك acetic acid فإنه يتكون ملح خلاص الصوديوم Sodium acetate جدول ب - ٢ . يوضح بعض التعادلات بين الأحماض والقواعد .

جدول ب - ٢ : بعض التعادلات بين بعض الأحماض والقواعد الشائعة واسم الملح المتكون وصيغته الكيميائية .

المفاعل	اسم الملح المتكون	الصيغة الكيميائية
HCl + NaOH	sodium chloride	NaCl
HCl + KOH	potassium chloride	KCl
H ₂ SO ₄ + 2KOH	potassium sulfate	K ₂ SO ₄
2HCl + Ca(OH) ₂	calcium chloride	CaCl ₂
CH ₃ COOH + NaOH	sodium acetate	CH ₃ COONa

المحاليل العيارية Normal Solutions

. إذابة جرام وزن مكافئ من المادة في لتر من المحلول ينتج المحلول العياري normal solution لهذه المادة . وإذابة ٢ جرام وزن مكافئ في لتر يعطي ٢ محلول عياري 2normal (2N) وهكذا . والجرام وزن مكافئ gram equivalent weight لعنصر هو الوزن بالجرام لهذا العنصر الذي يتحد أو بمعنى آخر يكافئ ١,٠٠٨ جرام هيدروجين . والجرام وزن مكافئ للمركب هو وزن المركب الذي يتفاعل مع وزن مكافئ واحد لعنصر . ومن الأنسب جداً التعبير عن تركيزات محاليل الأحماض والقواعد بصورة العيارية عن التعبير بالمولارية molarity . الجرام وزن مكافئ للحمض أو القاعدة هي الكمية التي سوف تنطلق أو تتعادل مع مول mole من أيونات الهيدروجين . وبالتالي فإن واحد مول من محلول HCl هو أيضاً واحد عياري (1N) لمحلول الحامض . ومع ذلك فعند التعبير في صورة العياري من محلول ١ مول (1M) من (حمض الكبريتيك) H_2SO_4 يكون ٢ عياري (2 N) . وهذا يحدث بسبب أن H_2SO_4 له القدرة على إطلاق ٢ مول (2 moles) من أيونات الهيدروجين . وواحد مول (1 M) من محلول Na OH أيضاً يساوي واحد عياري وبالتالي فإن مول (Mole) من أيون الهيدروكسيل الذي ينطلق في المحلول يمكن أن تعادل ١ مول (1 Mole) من أيونات الهيدروجين . وبمعنى آخر فإن واحد مول من محلول أيدروكسيد الباريوم $Ba(OH)_2$ هي ٢ عياري (2 N) حيث أنه في المحلول ينطلق ٢ مول (2 moles) من أيونات الأيدروكسيل ولها المقدرة في تعادل ٢ مول أيونات الهيدروجين . ومن هذا الشرح لا بد أن نعلم أن ١٠ سم^٣ من محلول واحد عياري من (HCl) تتعادل بالكامل مع ١٠ سم^٣ من محلول واحد عياري من Na OH [إذن ما هي كمية محلول واحد عياري (1N) لحمض H_2SO_4 التي لا بد أن نحتاجها للتعادل مع ١٠ سم^٣ من محلول واحد عياري (1N) للـ (Na OH) ؟] ..

تركيز أيون الهيدروجين Hydrogen Ion Concentration

تقدر حموضة أو قاعدية محلول بتركيز أيونات الهيدروجين فيه . فمن المناسب التعبير عن تركيز أيونات الهيدروجين للمحلول بقيمة اللوغاريتم السالب أو قيمة pH

$$pH = -\log[H^+]$$

ربما يمكن تعريف اصطلاح pH ، والذي يعتمد على جهد الهيدروجين potential of hydrogen بأنه اللوغاريتم السالب لتركيزات أيونات الهيدروجين . وتدرج pH يعطى

مدى من القيم من صفر إلى ١٤ ، وتركيز أيون الهيدروجين في لتر من الماء النقي هو $0.00000001N$ أو 10^{-7} وبالتالي فإن pH يساوى اللوغاريتم السالب لتركيزات أيونات الهيدروجين في الماء وبالتالي :

$$pH = -\log 10^{-7}$$

$$pH = \log \frac{1}{10^{-7}} = 7$$

إذن فالماء النقي له رقم $pH = 7$ ويعتبر الماء متعادل . وأى قيم pH أقل من ٧ تدل على أن المحلول حامضى ، وأى قيم للـ pH أعلى من ٧ فتدل على قاعدية المحاليل .

والمحلول ذو رقم $pH = 8$ له تركيز أيونات هيدروجين عشرة أضعاف أقل من محلول له رقم $pH = 7$ وهذا يعنى أن تركيز أيونات الهيدروجين تكون $0.0000001N$ أو 10^{-8} . ويمكننا أن نرى أن قيم الـ pH تختلف بعامل ١٠ وأن هذا المحلول الذى له قيمة pH منخفضة له حموضة قوية والمحلول الذى له قيمة pH مرتفعة يكون قاعدية قوية .
جدول ب - ٣ يقدم لنا خريطة بقيم الـ pH

جدول ب - ٣ : لتدرج الـ pH .

Hydrogen Ion Concentration in Terms of Normality	Exponential Form	pH Value
1	10^0	0
0.1	10^{-1}	1
0.01	10^{-2}	2
0.001	10^{-3}	3
0.0001	10^{-4}	4
0.00001	10^{-5}	5
0.000001	10^{-6}	6
0.0000001	10^{-7}	7
0.00000001	10^{-8}	8
0.000000001	10^{-9}	9
0.0000000001	10^{-10}	10
0.00000000001	10^{-11}	11
0.000000000001	10^{-12}	12
0.0000000000001	10^{-13}	13
0.00000000000001	10^{-14}	14

المحاليل المنظمة Buffer Solutions

المحلول الذى يحتوى على حامض ضعيف وملحه (على سبيل المثال حمض الخليك وخلات الصوديوم) أو القاعدة الضعيفة وملحها سوف يقاوم التغير فى تركيز أيونات الهيدروجين وذلك عند إضافة كمية صغيرة من حامض قوى أو قاعدة قوية إليه . هذه المحاليل تسمى بالمحاليل المنظمة buffer solutions . فى النظم الحيوية تعمل النظم المتسعة العريضة من الأحماض الأمينية والبروتينات كأسس للمحاليل المنظمة .

دعنا نستخدم الزوج الشائع المنظم ألا وهو حمض الخليك acetic acid وملحه من خلالات الصوديوم لشرح فعل وعمل المنظم . فحمض الخليك حمض ضعيف وبالتالي فإن تأينه ضعيف فى المحلول ، ولو أضفنا كمية صغيرة من NaOH فتنطلق أيونات الأيدروكسيل فى المحلول وتتعاذل مع أيونات الهيدروجين الحرة فى المحلول المنظم . وهذه الظاهرة تسبب زيادة فى تأين حمض الخليك وهذا بالتالى يجدد التركيز الأصلى لأيونات الهيدروجين ، وكلما أضيفت كميات أخرى من NaOH فيزداد كمية تأين حمض الخليك حتى يتأين جميع حمض الخليك فى المحلول ، وعند هذه النقطة أى إضافة جديدة من NaOH سوف تسبب زيادة مفاجئة فى الـ pH . ولو أضيفت كمية صغيرة من حمض الأيدروكلوريك إلى منظم « حمض الخليك - خلالات الصوديوم » "acetic acid-sodium acetate" ، فإن أيونات الهيدروجين تنطلق بسرعة وترتبط مع أيونات الخليك ليتكون حمض خليك غير متفكك (undissociated) . وبالتالي لا يوجد تغير فى تركيز أيونات الهيدروجين . دعنا نذكر خلالات الصوديوم الموجودة فى المحلول كأيونات صوديوم وخلالات حرة . فكلما أضيف المزيد من HCl فتنحول مزيد من أيونات الخلالات إلى حمض الخليك حتى يتم تحويل كل أيونات الخلالات . وعندما يحدث ذلك أى مزيد من إضافة HCl سوف تسبب نقص مفاجئ فى الـ pH .

المحاليل المنظمة (البروتينات الذائبة) سائدة فى الخلايا النباتية الحية وتلعب دوراً حيوياً فى بقاء النظم الحية . والإنزيمات تلك الحفيزات العضوية للحياة فى العادة تعمل خلال مدى pH ، وأى انحراف ولو قليل فى pH سوف يتلف أو يوقف بالكامل وظيفتها ؛ حيث أن النظم الحية لا تستطيع مقاومة أى زيادة كبيرة أو نقص فى تركيز أيونات الهيدروجين . وفى هذا الشأن فإن معظم العمل الأساسى والجوهرى للـ pH فى النظم الحية هو تأثيره على النشاط الإنزيمى ومعدلات تفاعلها واتجاه التفاعل .



Chapter 1

1. Albersheim, P. 1958. Recent developments in the chemistry of cell walls. *Plant Physiol.* 33 (Suppl.): XIVi-XIVii.
2. Albersheim, P. 1965. The substructure of the cell wall. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. New York: Academic Press.
3. Albersheim, P. 1975. The wall of growing plant cells. *Sci. Amer.* 232(4):80.
4. Bauer, W.D., K.W. Talmadge, K. Keegstra, and P. Albersheim. 1973. The structure of plant cell walls. II. The hemicellulose of the walls of suspension-cultured sycamore cells. *Plant Physiol.* 51:174.
5. Beer, M., and G. Setterfield. 1958. Fine structure in thickened primary walls of collenchyma cells of celery petioles. *Am. J. Bot.* 45:571.
6. Birnstiel, M., and B. Hyde. 1963. Protein synthesis by isolated pea nuclei. *J. Cell Biol.* 18:41.
7. Bishop, C., S. Bayley, and G. Setterfield. 1958. Chemical constitution of the primary cell walls of *Avena* coleoptiles. *Plant Physiol.* 33:283.
8. Bonner, J. 1965. The nucleus. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. New York: Academic Press.
9. Brachet, J. 1957. *Biochemical Cytology*. New York: Academic Press.
10. Breidenbach, R.W., P. Castelfranco, and R.S. Criddle. 1967. Biogenesis of mitochondria in germinating peanut cotyledons. II. Changes in cytochromes and mitochondrial DNA. *Plant Physiol.* 42:1035.
11. Davson, H.A., and J.F. Danielli. 1943. The permeability of natural membranes. London: Cambridge University Press.
12. Davson, H.A., and J.F. Danielli. 1952. The permeability of natural membranes, 2nd ed. London: Cambridge University Press.
13. Gibor, A., and S. Granick. 1964. Plastids and mitochondria. *Science* 145:890.
14. Goodwin, T.W., and E.I. Mercer. 1973. *Introduction to Plant Biochemistry*. New York: Pergamon Press.
15. Green, D. 1959. Electron transport and oxidation phosphorylation. *Adv. Enzymol.* 21:73.
16. Green, D. 1959. Mitochondrial structure and function. In T. Hayashi, ed., *Subcellular Particles*. New York: Ronald Press.
17. Hodge, A., J. McLean, and F. Mercer. 1956. A possible mechanism for the morphogenesis of lamellar systems in plant cells. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 2:597.
18. Hoffman, H., and G. Grigg. 1958. An electron microscopic study of mitochondria formation. *Experit. Cell Res.* 15:118.
19. Jensen, W. 1960. The composition of the developing primary wall in onion root tip cells. II. Cytochemical localization. *Am. J. Bot.* 47:287.
20. Keegstra, K., K.W. Talmadge, W.D. Baner, and P. Albersheim. 1973. The structure of plant cell walls. III. A model of the walls of suspension-cultured sycamore cells based on the interconnections of the macromolecular components. *Plant Physiol.* 51:188.
21. Kerr, T. 1951. Growth and structure of the primary wall. In F. Skoog, ed., *Plant Growth Substances*. Madison: University of Wisconsin Press.
22. Ledbetter, M.C., and K.R. Porter. 1964. Morphology of microtubules of plant cells. *Science* 144:872.
23. Mettler, I.J., and R.T. Leonard. 1979. Isolation and partial characterization of vacuoles from tobacco protoplasts. *Plant Physiol.* 64:1114.
24. Pollard, C.J., A. Stemler, and D.F. Blaydes. 1966. Ribosomal ribonucleic acids of chloroplastic and mitochondrial preparations. *Plant Physiol.* 41:1323.

25. Porter, K., and R. Machado. 1960. Studies on the endoplasmic reticulum. IV. Its form and distribution during mitosis in cells of onion root tip. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 7:167.
26. Preston, R. 1955. The submicroscopic structure of plant cell walls. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 1:731. Berlin: Springer.
27. Preston, R. 1955. Mechanical properties of the cell wall. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 1:745. Berlin: Springer.
28. Ramsey, J.C., and J.D. Berlin. 1976. Ultrastructural aspects of early stages in cotton fiber elongation. *Am. J. Bot.* 63:868.
29. Ray, P. 1958. Composition of cell walls of *Avena* coleoptiles. *Plant Physiol.* 33(Suppl.): XIVii.
30. Siegel, S. 1962. *The Plant Cell Wall*. New York: Macmillan.
31. Singer, S.J., and G.L. Nicolson. 1972. The fluid mosaic model of the structure of cell membranes. *Science* 175:720.
32. Suzama, Y., and W.D. Bonner, Jr. 1966. DNA from plant mitochondria. *Plant Physiol.* 41:383.
33. Wardrop, A., and D. Bland. 1959. The process of lignification in woody plants. *Proc. 4th Intl. Congr. Biochem.* New York: Pergamon Press.
34. Wareing, P.F., and I.D.J. Phillips. 1970. *The Control of Growth and Differentiation in Plants*. New York: Pergamon Press.
35. Watson, M. 1959. Further observations on the nuclear envelope of the animal cell. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 6:147.
36. Whaley, W., J. Kephart, and H. Mollenhauer. 1959. Developmental changes in the Golgi apparatus of maize root cells. *Am. J. Bot.* 46:743.
37. Whaley, W., H. Mollenhauer, and J. Kephart. 1959. The endoplasmic reticulum and Golgi structures in maize root cells. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 5:501.
38. Whaley, W., H. Mollenhauer, and J. Leech. 1960. The ultrastructure of the meristematic cell. *Am. J. Bot.* 47:401.

39. Wilder, B.M., and P. Albersheim. 1973. The structure of plant cell walls. IV. A structural comparison of the wall hemicellulose of cell suspension cultures of sycamore (*Acer pseudoplatanus*) and red kidney bean (*Phaseolus vulgaris*). *Plant Physiol.* 51:889.
40. Yatsui, L.Y., and T.J. Jacks. 1972. Spherosome membranes. *Plant Physiol.* 49:937.
41. Ziegler, D., A. Linnana, and D. Green. 1958. Studies on the electron transport system. XI. Correlation of the morphology and enzymatic properties of mitochondrial and sub-mitochondrial particles. *Biochem. Biophys. Acta* 28:524.

Chapter 2

1. Baron, W.M. 1967. *Water and Plant Life*. London: Heinemann Educational Books.
2. Dainty, J. 1963. Water relations of plant cells. In R.D. Preston, ed., *Advances in Botanical Research*. New York: Academic Press.
3. Kozlowski, T.T. 1964. *Water Metabolism in Plants*. New York: Harper & Row.
4. Kramer, P.J. 1969. *Plant and Soil Water Relationships*. New York: McGraw-Hill.
5. Schull, C.A. 1916. Measurement of the surface forces in soils. *Bot. Gaz.* 62:1.
6. Schull, C.A. 1920. Temperature and rate of moisture intake in seeds. *Bot. Gaz.* 69:361.
7. Slatyer, R.O. 1967. *Plant-Water Relationships*. New York: Academic Press.
8. Sutcliffe, J. 1968. *Plants and Water*. London: Edward Arnold.
9. Taylor, S.A. 1968. Terminology in plant and soil water relations. In T.T. Kozlowski, ed., *Water Deficits and Plant Growth*. New York: Academic Press.
10. Weatherley, P.E. 1970. Some aspects of water relations. In R.D. Preston, ed., *Advances in Botanical Research*. New York: Academic Press.

Chapter 3

1. Addoms, R.M. 1946. Entrance of water into suberized roots of trees. *Plant Physiol.* 21:109.

2. Aniel, O.M. van. 1953. The influence of salts on the exudation of tomato plants. *Acta Botan. Neerl.* 2:445.
3. Bennet-Clark, T.A., A.D. Greenwood, and J.W. Barker. 1936. Water relations of osmotic pressures of plant cells. *New Phytol.* 35:277.
4. Breazeale, E.L. 1950. Moisture absorption by plants from an atmosphere of high humidity. *Plant Physiol.* 25:413.
5. Breazeale, J.F., and W.T. McGeorge. 1953. Exudation pressure in roots of tomato plants under humid conditions. *Soil Sci.* 75:293.
6. Breazeale, E.L., W.T. McGeorge, and J. F. Breazeale. 1951. Movement of water vapor in soils. *Soil Sci.* 71:181.
7. Breazeale, E.L., W.T. McGeorge, and J. F. Breazeale. 1951. Water absorption by leaves. *Soil Sci.* 72:293.
8. Cornack, R.G.H. 1949. The development of root hairs in angiosperms. *Bot. Rev.* 15:583.
9. Crafts, A.S., and T.C. Broyer. 1938. Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants. *Am. J. Bot.* 25:529.
10. Dixon, H.H. 1909. Vitality and the transmission of water through the stems of plants. Notes Botany School, Trinity College, Dublin, 2:5; *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc.* 12:21.
11. Dixon, H.H. 1910. Transpiration and the ascent of sap. *Progressus Rei Botanicae* 3:1.
12. Dixon, H.H. 1914. *Transpiration and the Ascent of Sap in Plants*. London: Macmillan.
13. Dixon, H.H. 1924. *The Transpiration Stream*. London: University of London Press.
14. Esau, K. 1958. *Plant Anatomy*. New York: Wiley.
15. Fox, D.G. 1933. Carbon dioxide narcosis. *J. Cell. Comp. Physiol.* 3:75.
16. Fritts, H.C. 1958. An analysis of radial growth of beech in a central Ohio forest during 1954-1955. *Ecology* 39:705.
17. Gessner, F. 1956. Die Wasseraufnahme durch Blätter und Samen. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 3:215. Berlin: Springer.
18. Grossenbacher, K.A. 1938. Diurnal fluctuation in root pressure. *Plant Physiol.* 13:669.
19. Grossenbacher, K.A. 1939. Autonomic cycle of rate of exudation of plants. *Am. J. Bot.* 26:107.
20. Haise, H.R., H.J. Haas, and L.R. Jensen. 1955. Soil moisture studies of some Great Plains soils. II. Field capacity as related to atmosphere percentage and "Minimum Point" as related to 15- and 26-atmosphere percentages. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 10:20.
21. Kozlowski, T.T. 1964. *Water Metabolism in Plants*. New York: Harper & Row.
22. Kramer, P.J. 1937. The relation between rate of transpiration and rate of absorption of water in plants. *Am. J. Bot.* 24:10.
23. Kramer, P.J. 1956. Roots as absorbing organs. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 3:188. Berlin: Springer.
24. Kramer, P.J. 1959. Transpiration and the water economy of plants. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
25. Kramer, P.J. 1969. *Plant and Soil Water Relationships*. New York: McGraw-Hill.
26. Kramer, P.J., and W.T. Jackson. 1954. Causes of injury to flooded tobacco plants. *Plant Physiol.* 29:214.
27. Lott, N.A., and J.J. Darley. 1976. *A Scanning Electron Microscope Study of Green Plants*. St. Louis: Mosby.
28. McDermott, J.J. 1941. The effect of the method of cutting on the moisture content of samples from tree branches. *Am. J. Bot.* 28:506.
29. Meyer, B.S., D.B. Anderson, R.H. Bönning, D.G. Fratianne. 1973. *Introduction to Plant Physiology*, 2nd ed. New York: Van Nostrand.
30. Münch, E. 1931. *Die Stoffbewegungen in der Pflanze*. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag.
31. Overton, J.B. 1911. Studies on the relation of the living cells to the transpiration and sap-flow in *Cyperus*. II. *Bot. Gaz.* 51:102.
32. Richards, L.A., and L.R. Weaver. 1944. Moisture retention by some irrigated soils as related to soil moisture tension. *J. Agr. Res.* 69:215.

33. Roberts, E.A., M.D. Southwick, and D.H. Palmiter. 1948. A microchemical examination of McIntosh apple leaves showing relationship of cell wall constituents to penetration of spray solutions. *Plant Physiol.* 23:557.
34. Seifriz, W. 1942. *Some Physical Properties of Protoplasm and Their Bearing on Structure: The Structure of Protoplasm*. Ames: Iowa State College Press.
35. Skoog, F., T.C. Broyer, and K.A. Grossenbacher. 1938. Effect of auxin on rates, periodicity, and osmotic relations in exudation. *Am. J. Bot.* 25:749.
36. Slatyer, R.O. 1955. Studies of the water relations of crop plants grown under natural rainfall in northern Australia. *Australian J. Agr. Research* 6:365.
37. Slatyer, R.O. 1957. The significance of the permanent wilting percentage in studies of plant and soil water relations. *Bot. Rev.* 23:585.
38. Slatyer, R.O. 1957. The influence of progressive increases in total soil moisture stress on transpiration, growth and internal water relationships of plants. *Australian J. Biol. Sci.* 10:320.
39. Stiles, W. 1924. *Permeability*. London: Wheldon & Wesley.
40. Stocking, C.R. 1956. Root pressure. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 3:583. Berlin: Springer.
41. Strasburger, E. 1891. Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. *Hist. Beitr. Jena* 3:609.
42. Strasburger, E. 1893. Über das Saftsteigen. *Hist. Beitr. Jena* 5:1.
43. Thimann, K.V. 1951. Studies on the physiology of cell enlargement. *Growth Symposium* 10:5.
44. Thut, H.F. 1932. Demonstrating the lifting power of transpiration. *Am. J. Bot.* 19:358.
45. Vaadia, Y. 1960. Autonomic diurnal fluctuations in rate of exudation and root pressure of decapitated sunflower plants. *Physiol. Plant.* 13:701.
46. Wadleigh, C.H., and A.D. Ayers. 1945. Growth and biochemical composition of

bean plants as conditioned by soil moisture tension and salt concentration. *Plant Physiol.* 20:106.

47. Wadleigh, C.H., H.G. Gauch, and O.C. Magistad. 1946. Growth and rubber accumulation in guayule as conditioned by soil salinity and irrigation regime. *U.S. Dept. Agr. Tech. Bull.* 925.
48. White, P.R. 1938. "Root pressure"—an unappreciated force in sap movement. *Am. J. Bot.* 25:223.

Chapter 4

1. Bailey, L.F., J.S. Rothacher, and W. H. Cummings. 1952. A critical study of the cobalt chloride method of measuring transpiration. *Plant Physiol.* 27:563.
2. Barnett, N.M., and A.W. Naylor. 1966. Amino acid and protein metabolism in Bermuda grass during water stress. *Plant Physiol.* 41:1222.
3. Baron, W.M.M. 1967. *Water and Plant Life*. London: Heinemann.
4. Black, C.C., J.F. Turner, M. Gibbs, D.W. Krogmann, and S.A. Gordon. 1962. Studies on photosynthetic processes. II. Action spectra and quantum requirement for triphosphopyridine nucleotide reduction and the formation of adenosine triphosphate by spinach chloroplasts. *J. Biol. Chem.* 237:580.
5. Brown, H.T., and F. Escombe. 1900. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation of plants. *Phil. Trans. Roy. Soc. (London)*, B, 193:223.
6. Brown, W.V., and G.A. Pratt. 1965. Stomatal inactivity in grasses. *Southwest. Natur.* 10:48.
7. Chen, D.B., B. Kessler, and S.P. Monselise. 1964. Studies on water regime and nitrogen metabolism of citrus seedlings grown under water stress. *Plant Physiol.* 39:379.
8. Cullinan, F.P. 1920. Transpiration studies

- with the apple. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 17:232.
9. Cummings, W.H.A. 1941. A method of sampling the foliage of a silver maple tree. *J. Forestry* 39:382.
 10. Curtis, L.C. 1943. Deleterious effects of guttated fluids on foliage. *Am. J. Bot.* 30:778.
 11. Esau, K. 1965. *Plant Anatomy*, 2nd ed. New York: Wiley.
 12. Fujino, M. 1959. Stomatal movement and active migration of potassium (translated). *Kagaku* 29:660.
 13. Goatley, J.L., and R.W. Lewis. 1966. Composition of guttation fluid from rye, wheat, and barley seedlings. *Plant Physiol.* 41:373.
 14. Griep, W. 1940. Über den Einfluss von Ausseefaktoren auf die Wirkung des Windes auf die Transpiration der Pflanzen. *Z. Bot.* 35:1.
 15. Guttenberg, H. 1959. Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 17:399. Berlin: Springer.
 16. Harrison, M.A., and P.F. Saunders. 1975. The abscisic content of dormant birch buds. *Planta* 123:291.
 17. Harrison, M.A., and D.C. Walton. 1975. Absciseic acid metabolism in water-stressed bean leaves. *Plant Physiol.* 56:250.
 18. Hauke, R.L. 1957. The stomatal apparatus of equisetum. *Bull. Torrey Bot. Club* 84:178.
 19. Heath, O.V.S. 1952. The role of starch in the light response of stomata. Part II. The light response of stomata *Allium cepa*, together with some preliminary observations on the temperature response. *New Phytol.* 51:30.
 20. Heath, O.V.S. 1959. The water relations of stomatal cells and the mechanisms of stomatal movement. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
 21. Hylmö, B. 1955. Passive components in the ion absorption of the plant. I. The zonal ion and water absorption in Brouwer's experiments. *Physiol. Plant.* 8:433.
 22. Imamura, S. 1943. Investigations of the mechanisms of turgor changes in guard cells (translated). *Jap. J. Bot.* 12:251.
 23. Invanoff, S.S. 1944. Guttation-salt injury on leaves of cataloupe, pepper, and onion. *Phytopathology* 34:436.
 24. Kelley, V.W. 1932. The effect of pruning of excised shoots on the transpiration rate of some deciduous fruit species. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 29:71.
 25. Kemble, A.R., and H.T. Macpherson. 1954. Liberation of amino acids in perennial ryegrass during wilting. *Biochem. J.* 58:46.
 26. Kozłowski, T.T. 1955. Tree growth, action and interaction of soil and other factors. *J. Forestry* 53:508.
 27. Kozłowski, T.T. 1958. Water relations and growth of trees. *J. Forestry* 56:498.
 28. Kozłowski, T.T. 1964. *Water Metabolism in Plants*. New York: Harper & Row.
 29. Kramer, P.J. 1957. Outer space in plants. *Science* 125:633.
 30. Kramer, P.J. 1959. Transpiration and the water economy of plants. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
 31. Levitt, J. 1974. The mechanism of stomatal movement—once more. *Protoplasma* 82:1.
 32. Lloyd, F.E. 1908. The physiology of stomata. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 82:1.
 33. Loftfield, J.V.G. 1921. The behavior of stomata. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 314:1.
 34. Manners, D.J. 1973. Starch and inulin. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
 35. Mansfield, T.A. 1965. Responses of stomata to short duration increases in carbon dioxide concentration. *Physiol. Plant.* 18:79.
 36. Martin, E.V., and F.E. Clements. 1935. Studies of the effect of artificial wind on growth and transpiration in *Helianthus annuus*. *Plant Physiol.* 10:613.
 37. Maximov, N.A. 1928. *The Plant in Relation to Water*. English translation by R.H. Yapp. London: Allen & Unwin.
 38. Meidner, H., and T.A. Mansfield. 1965. Stomatal responses to illumination. *Biol. Rev.* 40:483.

39. Meyer, B.S. 1956. The hydrodynamic system. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 3:596. Berlin: Springer.
40. Miller, E.C. 1938. *Plant Physiology*. New York: McGraw-Hill.
41. Möller, C.M. 1947. The effect of thinning, age, and site of foliage, increment, and loss of dry matter. *J. Forestry* 45:393.
42. Parker, J. 1949. Effects of variations in the root-leaf ratio on transpiration rate. *Plant Physiol.* 24:739.
43. Pettersson, S. 1960. Ion absorption in young sunflower plants. I. Uptake and transport mechanisms for sulphate. *Physiol. Plant.* 13:133.
44. Raschke, K. 1965. Die Stomata als Glieder eines schwingungsfähigen CO₂ Regelsystems Experimentelles Nachweis an *Zenmays*. *L. Z. Naturforsch.* 20:1261.
45. Raschke, K. 1975. Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:309.
46. Satoo, T. 1955. The influence of wind on transpiration of some conifers. *Bull. Tokyo Univer. Forests* 50:27.
47. Satoo, T. 1962. Wind, transpiration, and tree growth. In T.T. Kozlowski, ed., *Tree Growth*. New York: Ronald Press.
48. Sayre, J.D. 1926. Physiology of the stomata of *Rumex patientia*. *Ohio J. Sci.* 26:233.
49. Scarth, G.W. 1932. Mechanism of the action of light and other factors on stomatal movement. *Plant Physiol.* 7:481.
50. Shapiro, S. 1951. Stomata on the ovules of *Zamia floridana*. *Am. J. Bot.* 38:47.
51. Small, J., M.I. Clarke, and J. Crosbie-Baird. 1942. pH phenomena in relation to stomatal opening. *Proc. Roy. Soc. (Edinburgh)* II.-V., B, 61:233.
52. Steward, F.C. 1964. *Plants at Work*. Reading, Mass.: Addison-Wesley.
53. Sutcliffe, J. 1968. *Plants and Water*. Santa Ana, Calif.: Arnold.
54. Ting, I.P., and W.E. Loomis. 1963. Diffusion through stomates. *Am. J. Bot.* 50:866.
55. Turrell, F.M. 1936. The area of the internal exposed surface of dicotyledon leaves. *Am. J. Bot.* 23:255.
56. Turrell, F.M. 1944. Correlation between internal surface and transpiration rate in mesomorphic and xeromorphic leaves grown under artificial light. *Bot. Gaz.* 105:413.
57. Wilson, C.C. 1948. The effect of some environmental factors on the movements of guard cells. *Plant Physiol.* 23:5.
58. Winneberger, J.H. 1958. Transpiration as a requirement for growth of land plants. *Physiol. Plant.* 11:56.
59. Wright, S.T.C., and R.W.P. Hiron. 1972. The accumulation of abscisic acid in plants during wilting and under other stress conditions. In D.J. Can, ed., *Plant Growth Substances*. New York: Springer-Verlag.
60. Wylie, R.B. 1948. The dominant role of the epidermis in leaves of *adiantum*. *Plant Physiol.* 35:465.
61. Yemm, E.W., and A.J. Willis. 1954. Stomatal movements and changes of carbohydrates in leaves of *Chrysanthemum maximum*. *New Phytologist* 53:373.
62. Yin, H.C., and Y.T. Tung. 1948. Phosphorylase in guard cells. *Science* 108:87.
63. Zelitch, I. 1961. Biochemical control of stomatal opening in leaves. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 47:1423.
64. Zelitch, I. 1963. The control and mechanisms of stomatal movement. In I. Zelitch, ed., *Stomata and Water Relations in Plants*. New Haven: Connecticut Agr. Exp. Sta.

Chapter 5

1. Allen, M.B. 1952. The cultivation of Myxophyceae. *Archif. Mikrobiol.* 17:34.
2. Allen, M.B., and D.I. Arnon. 1955. Studies on nitrogen-fixing blue-green algae. I. Growth and nitrogen fixation by *Anabaena cylindrica* Lemm. *Plant Physiol.* 30:366.
3. Alway, F.J., A.W. Marsh, and W.J. Methley. 1937. Sufficiency of atmosphere sulfur for maximum crop yields. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 2:229.
4. Amin, J.V., and H.E. Joham. 1958. A molybdenum cycle in the soil. *Soil Sci.* 85:156.

5. Arnon, D.I., and D.R. Hoagland. 1940. Crop production in artificial solutions and in soils with special reference to factors influencing yields and absorption of inorganic nutrients. *Soil Sci.* 50:463.
6. Barshad, I. 1951. Factors affecting the molybdenum content of pasture plants. I. Nature of soil molybdenum, growth of plants, and soil pH. *Soil Sci.* 71:297.
7. Beeson, K.C. 1959. Magnesium in soils—sources, availability and zonal distribution. In D.H. Horvath, ed., *Magnesium and Agriculture. Proc. West Virginia Univ. Symp.* 1-11.
8. Bertrand, G. 1905. Sur l'emploi favorable du manganèse comme engrais. *C.R. Acad. Sci. Paris* 141:1255.
9. Bingham, F.T., J.F. Martin, and J.A. Chastain. 1958. Effects of phosphorus fertilization of California soils on minor element nutrition of Citrus. *Soil Sci.* 86:24.
10. Bould, C. 1963. Mineral nutrition of plants in soils. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
11. Broyer, T.C., A.B. Carlton, C.M. Johnson, and P.R. Stout. 1954. Chlorine—a micro-nutrient element for higher plants. *Plant Physiol.* 29:526.
12. Camp, A.F. 1945. Zinc as a nutrient in plant growth. *Soil Sci.* 60:156.
13. Chapman, H.D. 1939. Absorption of iron from finely ground magnetite by citrus seedlings. *Soil Sci.* 49:309.
14. Cole, C.V., and M.L. Jackson. 1950. Colloidal dihydroxy dihydrogen phosphates of aluminum and iron with crystalline character established by electron and x-ray diffraction. *Physic. Colloid. Chem.* 54:128.
15. de Saussure, N.T. 1804. Recherches chimiques sur la végétation. Paris: V. Nyon.
16. Drake, M., D.H. Sieling, and G.D. Scarseth. 1941. Calcium-boron ratio as an important factor in controlling boron starvation. *J. Am. Soc. Agron.* 33:454.
17. Hanna, W.J. 1959. Magnesium as a fertilizer element. In D.J. Horvath, ed., *Magnesium and Agriculture. Proc. West Virginia Univ. Symp.* 12-19.
18. Harmer, P.M., and E.J. Benne. 1945. Sodium as a crop nutrient. *Soil Sci.* 60:137.
19. Hasler, A. 1943. Über das Verhalten des Kupfers im Boden. *Mitt. Lebensmittelunters. u. Hyg.* 34:79.
20. Hewitt, E.J. 1963. Mineral nutrition of plants in culture media. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
21. Hewitt, E.J., E.W. Bolle-Jones, and P. Miles. 1954. The production of copper, zinc and molybdenum deficiencies in crop plants with special reference to some effects of water supply and seed reserves. *Plant Soil* 5:205.
22. Holm-Hansen, O., G.C. Gerloff, and F. Skoog. 1954. Cobalt as an essential element for blue-green algae. *Physiol. Plant.* 7:665.
23. Kittrick, J.A., and M.L. Jackson. 1955. Common ion effect of phosphate solubility. *Soil Sci.* 79:415.
24. Leeper, G.W. 1947. The forms and reactions of manganese in the soil. *Soil Sci.* 63:79.
25. Liebig, J. 1840. *Organic Chemistry in its Applications to Agriculture and Physiology*. L. Playfair, ed. London: Taylor and Walton.
26. Lipman, C.B. 1938. Importance of silicon, aluminum and chlorine for higher plants. *Soil Sci.* 45:189.
27. Longstaff, W.H., and E.R. Graham. 1951. Release of mineral magnesium and its effect on growth and composition of soybeans. *Soil Sci.* 71:167.
28. Lucas, R.E. 1948. Chemical and physical behavior of copper in organic soils. *Soil Sci.* 66:119.
29. Lynd, J.Q., and L.M. Turk. 1948. Overliming injury on an acid sandy soil. *J. Am. Soc. Agron.* 40:205.
30. Lyon, T.L., H.O. Buckman, and N.C. Brady. 1952. *The Nature and Properties of Soils*. New York: Macmillan.
31. Marshall, C.E. 1951. The activities of cations held by soil colloids and the chemical environment of plant roots. In E. Truog, ed., *Mineral Nutrition of Plants*. Madison: University of Wisconsin Press.

32. McAuliffe, C.D., N.S. Hall, L.A. Dean, and S.B. Hendricks. 1948. Exchange reactions between phosphates and soils: hydroxylic surfaces of soil minerals. *Proc. Soil Sci. Am.* 12:119.
33. McLean, F.T., and B.E. Gilbert. 1927. The relative aluminum tolerance of crop plants. *Soil Sci.* 24:163.
34. Menzel, R.G., and M.L. Jackson. 1950. Mechanism of sorption of hydroxy cupric ion by clays. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 15:122.
35. Millar, C.E., L.M. Turk, and H.D. Foth. 1951. *Fundamentals of Soil Science*. New York: Wiley.
36. Olsen, S.R. 1953. Inorganic phosphorus in alkaline and calcareous soils. *Agronomy* 4:89.
37. Olsen, S.R. 1953. The measurement of phosphorus on the surface of soil particles and its relationship to plant available phosphorus. *Kansas Agr. Exp. Sta. Rept.* 4:59.
38. Osterhout, W.J.V. 1906. On the importance of physiologically balanced solutions for plants. I. Marine plants. *Bot. Gaz.* 42:127.
39. Osterhout, W.J.V. 1912. Plants which require sodium. *Bot. Gaz.* 54:532.
40. Piper, C.S. 1942. Investigations on copper deficiency in plants. *J. Agr. Sci.* 32:143.
41. Quastel, J.H. 1963. Microbial activities of soil as they affect plant nutrition. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
42. Reeve, E., and J.W. Shive. 1944. Potassium-boron and calcium-boron relationships in plant nutrition. *Soil Sci.* 57:1.
43. Rogers, L.H., and C. Wu. 1948. Zinc uptake by oats as influenced by application of lime and phosphate. *J. Am. Soc. Agron.* 40:563.
44. Sommer, A.L. 1926. Studies concerning essential nature of aluminum and silicon for plant growth. *Univ. Calif. Publ. Agr. Sci.* 5:2.
45. Steenberg, R.A. 1938. The essentiality of gallium to growth and reproduction of *Aspergillus niger*. *J. Agr. Res.* 57:569.
46. Steinberg, R.A. 1941. Use of *Lemna* for nutrition studies on green plants. *J. Agr. Res.* 62:423.
47. Steinberg, R.A. 1945. Use of microorganisms to determine essentiality of minor elements. *Soil Sci.* 60:185.
48. Steinberg, R.A. 1946. Mineral requirements of *Lemna minor*. *Plant Physiol.* 21:42.
49. Stiles, W. 1958. Other elements. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 4:599. Berlin: Springer.
50. Stiles, W. 1961. *Trace Elements in Plants*. London: Cambridge University Press.
51. Stout, P.R., and D.I. Arnon. 1939. Experimental methods for the study of the role of copper, manganese and zinc in the nutrition of higher plants. *Am. J. Bot.* 26:144.
52. Ulrich, A., and K. Ohki. 1956. Chlorine, bromine and sodium as nutrients for sugar beet plants. *Plant Physiol.* 31:171.
53. Wiklander, L. 1958. The soil. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology*. 4:118. Berlin: Springer.
54. Wiklander, L., G. Hallgren, and B. Jonsson. 1950. Studies on gyttja soils. III. *Kungl. Lantbrukshogsk. Ann.* 17:425.
55. Wilson, B.D. 1926. Sulfur supplied to the soil in rainwater. *J. Am. Soc., Agron.* 18:1108.
56. Woodward, J. 1699. Some thoughts and experiments on vegetation. *Phil Trans. Roy. Soc. London* 21:382.

Chapter 6

1. Arnon, D.I., P.R. Stout, and F. Sipes. 1940. Radioactive phosphorus as an indicator of phosphorus absorption of tomato plants at various stages of development. *Am. J. Bot.* 27:791.
2. Bennet-Clark, T.A. 1956. Salt accumulation and mode of action of auxin: a preliminary hypothesis. In R.L. Wain and F. Wightman, eds., *Chemistry and Mode of Action of Plant Growth Substances*. London: Butterworth.
3. Biddulph, O. 1941. Diurnal migration of in-

- jected radiophosphorus from bean leaves. *Am. J. Bot.* 28:348.
4. Biddulph, O. 1959. Translocation of inorganic solutes. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
 5. Biddulph, O., S.F. Biddulph, R. Cory, and H. Koontz. 1958. Circulation patterns for P^{32} , S^{35} , and Ca^{45} in the bean plant. *Plant Physiol.* 33:293.
 6. Biddulph, O., and R. Cory. 1957. An analysis of translocation in the phloem of the bean plant using THO , P^{32} and $C^{14}O_2$. *Plant Physiol.* 32:608.
 7. Biddulph, O., and J. Markle. 1944. Translocation of radiophosphorus in the phloem of the cotton plant. *Am. J. Bot.* 31:65.
 8. Biddulph, S.F. 1956. Visual indications of S^{35} and P^{32} translocation in the phloem of the cotton plant. *Am. J. Bot.* 43:143.
 9. Brouwer, R. 1956. Investigations into occurrence of active and passive components in the ion uptake by *Vicia faba*. *Acta Bot. Néerl.* 5:287.
 10. Broyer, T.C., and D.R. Hoagland. 1943. Metabolic activities of roots and their bearing on the relation of upward movements of salts and water in plants. *Am. J. Bot.* 30:261.
 11. Butler, G.W. 1953. Ion uptake by young wheat plants. II. The "apparent free space" of wheat roots. *Physiol. Plant.* 5:617.
 12. Clements, H.F., and C.J. Engard. 1938. Upward movement of inorganic solutes as affected by a girdle. *Plant Physiol.* 13:103.
 13. Crafts, A.S. 1951. Movement of assimilates, viruses, growth regulators, and chemical indicators in plants. *Bot. Rev.* 17:203.
 14. Crafts, A.S. 1961. *Translocation in Plants*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
 15. Crafts, A.S., and T.C. Broyer. 1938. Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants. *Am. J. Bot.* 25:529.
 16. Curtis, O.F. 1935. *The Translocation of Solutes in Plants: A Critical Consideration of Evidence Bearing upon Solute Movement*. New York: McGraw-Hill.
 17. Epstein, E. 1955. Passive permeation and active transport of ions in plant roots. *Plant Physiol.* 30:529.
 18. Epstein, E. 1956. Mineral nutrition of plants: mechanisms of uptake and transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:1.
 19. Epstein, E., and C.E. Hagen. 1952. A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. *Plant Physiol.* 27:457.
 20. Epstein, E., and J.E. Leggett. 1954. The absorption of alkaline earth cations by barley roots: kinetics and mechanism. *Am. J. Bot.* 41:788.
 21. Handley, R., and R. Overstreet. 1955. Respiration and salt absorption by excised barley roots. *Plant Physiol.* 30:418.
 22. Higinbotham, N. 1973. Electropotentials of plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24:25.
 23. Higinbotham, N. 1973. The mineral absorption process in plants. *Bot. Rev.* 39:15.
 24. Hoagland, D.R. 1944. Lectures on the inorganic nutrition of plants. *Chronica botanica*, Waltham, Mass.
 25. Hodges, T.K. 1973. Ion absorption by plant roots. *Adv. Agron.* 25:163.
 26. Honert, T.H. van den, J.J.M. Hooymans, and W.S. Volkers. 1955. Experiments on the relation between water absorption and mineral uptake by plant roots. *Acta Bot. Néerl.* 4:139.
 27. Hope, A.B. 1953. Salt uptake by root tissue cytoplasm: the relation between uptake and external concentration. *Australian J. Biol. Sci.* 6:396.
 28. Hope, A.B., and P.G. Stevens. 1952. Electrical potential differences in bean roots and their relation to salt uptake. *Australian J. Sci. Res.* B-1:335.
 29. Hopkins, H.T. 1956. Absorption of ionic species of orthophosphate by barley roots: effects of 2,4-dinitrophenol and oxygen tension. *Plant Physiol.* 31:155.
 30. Hylmö, B. 1953. Transpiration and ion absorption. *Physiol. Plant.* 6:333.
 31. Hylmö, B. 1955. Passive components in the ion absorption of the plant. I. The zonal ion and water absorption in Brouwer's experiments. *Physiol. Plant.* 8:433.
 32. Jenny, H. 1951. Contact phenomena be-

- tween absorbents and their significance in plant nutrition. In E. Truog, ed., *Mineral Nutrition of Plants*. Madison: University of Wisconsin Press.
33. Jenny, H., and R. Overstreet. 1939. Cation interchange between plant roots and soil colloids. *Soil Sci.* 47:257.
 34. Koontz, H., and O. Biddulph. 1957. Factors regulating absorption and translocation of foliar applied phosphorus. *Plant Physiol.* 32:463.
 35. Kramer, P.J. 1956. Relative amounts of mineral absorption through various regions of roots. *U.S. Atomic Energy Commission Report TID-7512* 287.
 36. Kylin, A., and B. Hylmö. 1957. Uptake and transport of sulfate in wheat. Active and passive components. *Physiol. Plant.* 10:467.
 37. Leggett, J.E., and E. Epstein. 1956. Kinetics of sulfate absorption by barley roots. *Plant Physiol.* 31:222.
 38. Levitt, J. 1957. The significance of "apparent free space" (AFS) in ion absorption. *Physiol. Plant.* 10:882.
 39. Lopushinsky, W. 1964. Effect of water movement on ion movement into the xylem of tomato roots. *Plant Physiol.* 39:494.
 40. Lundegårdh, H. 1950. The translocation of salts and water through wheat roots. *Physiol. Plant.* 3:103.
 41. Lundegårdh, H. 1954. Anion respiration. The experimental basis of a theory of absorption, transport and exudation of electrolytes by living cells and tissues. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 8:262.
 42. Lundegårdh, H., and H. Burström. 1933. Untersuchungen über die Salzaufnahme der Pflanzen. III. Quantitative Beziehungen zwischen Atmung und Anionenaufnahme. *Biochem. Z.* 261:235.
 43. Mason, T.G., and E.J. Maskell. 1931. Preliminary observations on the transport of phosphorus, potassium, and calcium. *Ann. Bot.* 43:126.
 44. Mason, T.G., E.J. Maskell, and E. Phillips. 1936. Concerning the independence of solute movement in the phloem. *Ann. Bot.* 50:23.
 45. Olsen, C. 1942. Water culture experiments with higher green plants in nutrient solutions having different concentrations of calcium. *C. r. Trav. Labor. Carlsberg, Sér. chim.* 24:69.
 46. Overstreet, R., L. Jacobson, and R. Handley. 1952. The effect of calcium on the absorption of potassium by barley roots. *Plant Physiol.* 27:583.
 47. Pfeffer, W. 1900. The mechanism of absorption and translocation. pp. 86-175 (Chapter 4). In *The Physiology of Plants*, vol. 1. Translated and edited by A.J. Ewart. London: Oxford University Press.
 48. Phillips, E., and T.G. Mason. 1940. The effect of ringing on the upward movement of solutes from the roots. *Ann. Bot.* 4:635.
 49. Rediske, J.H., and O. Biddulph. 1953. The absorption and translocation of iron. *Plant Physiol.* 28:576.
 50. Rees, W.J. 1949. The salt relations of plant tissues. IV. Some observations on the effect of the preparation of storage tissue on its subsequent absorption of manganese chloride. *Ann. Bot.* 13:29.
 51. Robertson, R.N. 1958. The uptake of minerals. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 4:243 Berlin: Springer.
 52. Robertson, R.N., M.J. Wilkins, and D.C. Weeks. 1951. Studies in the metabolism of plant cells. IX. The effects of 2,4-dinitrophenol on salt accumulation and salt respiration. *Australian J. Sci. Res.* B4:248.
 53. Russell, R.S., and D.A. Barber. 1960. The relationship between salt uptake and the absorption of water by intact plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:127.
 54. Steward, F.C. 1935. Mineral nutrition of plants. *Ann. Rev. Biochem.* 4:519.
 55. Steward, F.C., and J.F. Sutcliffe. 1959. Plants in relation to inorganic salts. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
 56. Stout, P.R., and D.R. Hoagland. 1939. Upward and lateral movement of salt in certain plants as indicated by radioactive isotopes of potassium, sodium and phosphorus absorbed by roots. *Ann. J. Bot.* 26:320.

57. Sutcliffe, J.F. 1962. *Mineral Salts Absorption in Plants*. New York: Pergamon Press.
58. Viets, F.G. 1944. Calcium and other polyvalent cations as accelerators of ion accumulation by excised barley roots. *Plant Physiol.* 19:466.

Chapter 7

1. Agarwala, S.C., and E.J. Hewitt. 1954. Molybdenum as a plant nutrient. IV. The interrelationships of molybdenum and nitrate supply in chlorophyll and ascorbic acid fractions in cauliflower plants grown in sand culture. *J. Hort. Sci.* 29:291.
2. Arnon, D.I. 1959. Chloroplasts and photosynthesis. *Brookhaven Symp. Biol.* 11:181.
3. Bandurski, R.S., L.G. Wilson, and C.L. Squires. 1956. The mechanism of "active sulfate" formation. *J. Am. Chem. Soc.* 78:6408.
4. Bennett-Clark, T.A. 1956. Salt accumulation and mode of action of auxin: a preliminary hypothesis. In R.L. Wain and F. Wightman, eds., *Chemistry and Mode of Action of Plant Growth Substances*. London: Butterworth.
5. Brown, L., and C.C. Wilson. 1952. Some effects of zinc on several species of *Gossypium* L. *Plant Physiol.* 27:812.
6. Burström, H. 1939. Über die Schwermetallkatalyse der Nitrataassimilation. *Planta* 29:292.
7. Calvin, M. 1954. Chelation and catalysis. In W.D. McElroy and H.B. Glass, eds., *Mechanism of Enzyme Action*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
8. Davidson, F.M., and C.M. Long. 1958. The structure of the naturally occurring phosphoglycerides. 4. Action of cabbage leaf phospholipase. *Biochem. J.* 69:458.
9. Davis, D.E. 1949. Some effects of calcium deficiency on the anatomy of *Pinus taeda*. *Am. J. Bot.* 36:276.
10. Eaton, S.V. 1935. Influence of sulfur deficiency on the metabolism of the soybean. *Bot. Gaz.* 97:68.
11. Eaton, S.V. 1941. Influence of sulfur deficiency on metabolism of the sunflower. *Bot. Gaz.* 102:533.
12. Eaton, S.V. 1942. Influence of sulfur deficiency on metabolism of black mustard. *Bot. Gaz.* 104:306.
13. Eaton, S.V. 1949. Effects of phosphorus deficiency on growth and metabolism of sunflowers. *Bot. Gaz.* 110:449.
14. Eaton, S.V. 1950. Effects of phosphorus deficiency on growth and metabolism of soybean. *Bot. Gaz.* 111:426.
15. Eaton, S.V. 1951. Effects of sulfur deficiency on the growth and metabolism of the tomato. *Bot. Gaz.* 112:300.
16. Eaton, S.V. 1952. Effects of phosphorus deficiency on growth and metabolism of black mustard. *Bot. Gaz.* 113:301.
17. Eltinge, E.T. 1941. Effects of manganese deficiency upon the histology of *Lycopersicon esculentum*. *Plant Physiol.* 16:189.
18. Eversole, R.A., and E.L. Tatum. 1956. Chemical alteration of crossing over frequency in *Chlamydomonas*. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.* 42:68.
19. Eyster, C., T.E. Brown, H. Tanner, and S.L. Hood. 1958. Manganese requirement with respect to growth, Hill reaction and photosynthesis. *Plant Physiol.* 33:235.
20. Florell, C. 1956. The influence of calcium on root mitochondria. *Physiol. Plant.* 9:236.
21. Florell, C. 1957. Calcium, mitochondria and anion uptake. *Physiol. Plant.* 10:781.
22. Gauch, H.G. 1957. Mineral nutrition of plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 8:31.
23. Gauch, H.G., and W.M. Dugger. 1953. The role of boron in the translocation of sucrose. *Plant Physiol.* 28:457.
24. Gauch, H.G., and W.M. Dugger. 1954. *The Physiological Role of Boron in Higher Plants: A Review and Interpretation*. Tech. Bull. A-80. Agr. Exp. Sta., University of Maryland.
25. Gilbert, F.A. 1951. The place of sulfur in plant nutrition. *Bot. Rev.* 17:671.
26. Goldacre, P.L. 1961. The indole-3-acetic acid oxidase-peroxidase of peas. In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.

27. Granick, S. 1950. Iron metabolism in animals and plants. *Harvey Lectures Ser.* 44:220.
28. Green, L.F., J.F. McCarthy, and C.G. King. 1939. Inhibition of respiration and photosynthesis in *Chlorella pyrenoidosa* by organic compounds that inhibit copper catalysis. *J. Biol. Chem.* 128:447.
29. Hall, J.D., R. Barr, A.H. Al-Abbas, and F.L. Crane. 1972. The ultrastructure of chloroplasts in mineral-deficient maize leaves. *Plant Physiol.* 50:404.
30. Hewitt, E.J. 1945. Marsh spot in beans. *Nature* 155:22.
31. Hewitt, E.J. 1963. The essential nutrient elements: requirements and interactions in plants. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
32. Hewitt, E.J., S.C. Agarwala, and E.W. Jones. 1950. Effect of molybdenum status on the ascorbic acid content of plants in sand culture. *Nature* 166:1119.
33. Hoch, F.L., and B.L. Vallee. 1958. The metabolic role of zinc. In C.A. Lamb, O.G. Bentley, and J.M. Beattie, eds., *Trace Elements*. New York: Academic Press.
34. Hyde, B.B., and R.L. Paliwal. 1958. Studies on the role of cations in the structure and behaviour of plant chromosomes. *Am. J. Bot.* 45:433.
35. Iljin, W.S. 1952. Metabolism of plants affected with lime-induced chlorosis (calciolose). III. Mineral elements. *Plant Soil* 4:11.
36. Jacobson, L. 1945. Iron in the leaves and chloroplasts of some plants in relation to chlorophyll content. *Plant Physiol.* 20:233.
37. Jacobson, L., and J.J. Oertli. 1956. The relation between iron and chlorophyll contents in chlorotic sunflower leaves. *Plant Physiol.* 31:199.
38. Joham, H.E. 1957. Carbohydrate distribution as affected by calcium deficiency in cotton. *Plant Physiol.* 32:113.
39. Kalra, G.S. 1956. Responses of the tomato plant to calcium deficiency. *Bot. Gaz.* 118:18.
40. Keilin, D., and T. Mann. 1940. Carbonic anhydrase. *Biochem. J.* 34:1163.
41. Kenten, R.H. 1955. The oxidation of indole-3-acetic acid by waxpod bean root sap and peroxidase systems. *Biochem. J.* 59:110.
42. Kessler, E. 1955. On the role of manganese in the oxygen-evolving system in photosynthesis. *Arch. Biochem. Biophys.* 59:527.
43. Kessler, E., W. Arthur, and J.E. Brugger. 1957. The influence of manganese and phosphate on delayed light emission, fluorescence, photoreduction and photosynthesis in algae. *Arch. Biochem. Biophys.* 71:326.
44. Lindner, R.C., and C.P. Harley. 1944. Nutrient interrelations in lime-induced chlorosis. *Plant Physiol.* 19:420.
45. Loustalot, A.J., F.W. Burrows, S.G. Gilbert, and A. Nason. 1945. Effect of copper and zinc deficiencies on the photosynthesis activity of the foliage of young tung trees. *Plant Physiol.* 20:283.
46. Lutman, B.F. 1934. *Cell Size and Structure in Plants as Affected by Inorganic Elements*. Bull. 383. Agr. Exp. Sta. University of Vermont.
47. Lyon, C., and C.R. Garcia. 1944. Anatomical responses of tomato stems to variations in the macronutrient anion supply. *Bot. Gaz.* 105:394.
48. Lyon, C., and C.R. Garcia. 1944. Anatomical responses of tomato stems to variations in the macronutrient cation supply. *Bot. Gaz.* 105:441.
49. McElroy, W.D., and A. Nason. 1954. Mechanism of action of micronutrient elements in enzyme systems. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 5:1.
50. Mazia, D. 1954. The particulate organization of the chromosome. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.* 40:521.
51. Morton, A.G., and D.J. Watson. 1948. A physiological study of leaf growth. *Ann. Bot.* 12:281.
52. Nason, A. 1950. Effect of zinc deficiency on the synthesis of tryptophan by *Neurospora* extracts. *Science* 112:111.
53. Nason, A. 1956. Enzymatic steps in the assimilation of nitrate and nitrite in fungi and green plants. In W.D. McElroy and H.B. Glass, eds., *Inorganic Nitrogen Metabolism*.

- Baltimore, M.D.: Johns Hopkins University Press.
54. Nason, A., N.O. Kaplan, and H.O. Oldewurtel. 1953. Further studies of nutritional conditions affecting enzymatic constitution in *Neurospora*. *J. Biol. Chem.* 201:435.
 55. Nason, A., and W.D. McElroy. 1963. Modes of action of the essential mineral elements. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
 56. Neish, A.C. 1939. Studies on chloroplasts. II. Their chemical composition and the distribution of certain metabolites between the chloroplasts and the remainder of the leaf. *Biochem. J.* 33:300.
 57. Njoku, E. 1957. The effect of mineral nutrition and temperature on leaf shape in *Ipomoea caerulea*. *New Phytol.* 56:154.
 58. Piper, C.S. 1942. Investigations on copper deficiency in plants. *J. Agr. Sci.* 32:143.
 59. Possingham, J.V. 1956. The effect of mineral nutrition on the content of free amino acids and amides in tomato plants. I. A comparison of effects of deficiencies of copper, zinc, manganese, iron and molybdenum. *Australian Biol. Sci.* 9:539.
 60. Price, C.A., and E.F. Carell. 1964. Control by iron of chlorophyll formation and growth in *Euglena gracilis*. *Plant Physiol.* 39:862.
 61. Reed, H.S. 1946. Effects of zinc deficiency on phosphate metabolism of the tomato plant. *Am. J. Bot.* 33:778.
 62. Robbins, P.W., and F. Lipmann. 1956. Identification of enzymatically active sulfate as adenosine-3'-phosphate-5'-phosphosulfate. *J. Am. Chem. Soc.* 78:2652.
 63. Robbins, P.W., and F. Lipmann. 1956. The enzymatic sequence in the biosynthesis of active sulfate. *J. Am. Chem. Soc.* 78:6409.
 64. Sadana, J.C., and W.D. McElroy. 1957. Nitrate reductase from *Achromobacter fischeri*. Purification and properties: functions of flavines and cytochrome. *Arch. Biochem. Biophys.* 67:16.
 65. Sisler, E.C., W.M. Dugger, and H.G. Gauch. 1956. The role of boron in the translocation of organic compounds in plants. *Plant Physiol.* 31:11.
 66. Skoog, F. 1940. Relationships between zinc and auxin in the growth of higher plants. *Am. J. Bot.* 27:939.
 67. Smith, P.F., W. Reuther, and A.W. Specht. 1950. Mineral composition of chlorotic orange leaves and some observations on the relation of sample preparation technique to the interpretation of results. *Plant Physiol.* 25:496.
 68. Steffensen, D. 1953. Induction of chromosome breakage at meiosis by a magnesium deficiency in *Tradescantia*. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 39:613.
 69. Steffensen, D. 1955. Breakage of chromosomes in *Tradescantia* with a calcium deficiency. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 41:155.
 70. T'so, P.O.P., J. Bonner, and J. Vinograd. 1957. Physical and chemical properties of microsomal particles from pea seedlings. *Plant Physiol. Suppl.* 32:XII.
 71. Tsui, C. 1948. The role of zinc in auxin synthesis in the tomato plant. *Am. J. Bot.* 35:172.
 72. Wallihan, E.F. 1955. Relation of chlorosis to concentration of iron in citrus leaves. *Am. J. Bot.* 42:101.
 73. Webster, G.C. 1953. Peptide bond synthetase in higher plants. I. *Arch. Biochem. Biophys.* 47:241.
 74. Webster, G.C. 1956. Effect of monovalent ions on the incorporation of amino acids into protein. *Biochem. Biophys. Acta* 20:563.
 75. Webster, G.C., and J.E. Varner. 1954. Mechanism of enzymatic synthesis of gamma-glutamylcysteine. *Federation Proc.* 13:1049.
 76. Weinstein, L.H., E.R. Purvis, A.N. Meiss, and R.L. Uhler. 1954. Absorption and translocation of ethylenediamine tetraacetic acid by sunflower plants. *J. Agr. Food Chem.* 2:421.
 77. Wiessner, W. 1962. Inorganic micronutrients. In R.A. Lewin, ed., *Physiology and Biochemistry of Algae*. New York: Academic Press.

Chapter 8

1. Ahmed, S., and H.J. Evans. 1960. Cobalt: a micronutrient element for the growth of soybean plants under symbiotic conditions. *Soil Sci.* 90:205.
2. Ahmed, S., and H.J. Evans. 1961. The essentiality of cobalt for soybean plants grown under symbiotic conditions. *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.* 47:24.
3. Allen, E.K., and O.N. Allen. 1958. Biological aspects of symbiotic nitrogen fixation. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 8:48. Berlin: Springer.
4. Anfinsen, C.B. 1959. *The Molecular Basis of Evolution*. New York: Wiley.
5. Aslam, M., R.C. Huffaker, and R.L. Travis. 1973. The interaction of respiration and photosynthesis in induction of nitrate reductase activity. *Plant Physiol.* 52:137.
6. Beevers, H., L.E. Schrader, D. Fleisher, and R.H. Hageman. 1965. The role of light and nitrate in the induction of nitrate reductase in radish cotyledons and maize seedlings. *Plant Physiol.* 40:691.
7. Bollard, E.G. 1959. Urease, urea and ureides in plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 13:304.
8. Dalling, M.J., D.P. Hucklesby, and R.H. Hageman. 1973. A comparison of nitrite reductase enzymes from green leaves, scutella, and roots of corn (*Zea mays* L.). *Plant Physiol.* 51:481.
9. Dart, P.J. 1971. Scanning electron microscopy of plant roots. *J. Exp. Bot.* 22:163.
10. Epstein, E. 1965. Mineral metabolism. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. New York: Academic Press.
11. Evans, H.J., and M. Kiewer. 1964. Vitamin B₂ compounds in relation to the requirements of cobalt for higher plants and nitrogen-fixing organisms. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 112:735.
12. Evans, H.J., and A. Nason. 1953. Pyridine nucleotide-nitrate reductase from extracts of higher plants. *Plant Physiol.* 28:233.
13. Gest, H., J. Judis, and H.D. Peck. 1956. Reduction of molecular nitrogen and relationships with photosynthesis and hydrogen metabolism. In W.D. McElroy and B. Glass, eds., *Inorganic Nitrogen Metabolism*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
14. Goodwin, T.W., and E.I. Mercer. 1973. *Introduction to Plant Biochemistry*. New York: Pergamon Press.
15. Hageman, R.H., and D. Fleisher. 1960. Nitrate reductase activity in corn seedlings as affected by light and nitrate content of nutrient medium. *Plant Physiol.* 35:700.
16. Harris, G.P. 1954. Amino acids as sources of nitrogen for the growth of isolated oat embryos. *New Phytol.* 55:253.
17. Hattori, A. 1958. Studies on the metabolism of urea of other nitrogenous compounds in *Chlorella ellipsoidea*. II. Changes in levels of amino acids and amides during the assimilation of ammonia and urea by nitrogen-starved cells. *J. Biochem. (Tokyo)* 45:57.
18. Hewitt, E.J., and M.M.R.K. Afridi. 1959. Adaptive synthesis of nitrate reductase in higher plants. *Nature* 183:57.
19. Hinsvark, O.N., S.H. Wittwer, and H.B. Tukey. 1953. The metabolism of foliar-applied urea. I. Relative rates of C¹⁴O₂ production by certain vegetable plants treated with labeled urea. *Plant Physiol.* 28:70.
20. Kannangara, C.G., and H.W. Woolhouse. 1967. The role of carbon dioxide, light and nitrate in the synthesis and degradation of nitrate reductase in leaves of *Perilla frutescens*. *New Phytol.* 66:553.
21. Kemp, J.D., D.E. Atkinson, A. Ehret, and R.A. Lazzarini. 1963. Evidence for the identity of the nicotinamide adenine dinucleotide phosphate-specific sulfite and nitrite reductase of *Escherichia coli*. *J. Biol. Chem.* 238:3466.
22. Medina, A., and D.J.D. Nicholas. 1957. Metallo-enzymes in the reduction of nitrite to ammonia in *Neurospora*. *Biochim. Biophys. Acta* 25:138.
23. Mengel, K., and E.A. Kirkby. 1978. *Principles of Plant Nutrition*. Int. Potash Inst., eds. Bern: Der Bund.
24. Murphy, M.J., L.M. Siegel, S.R. Tove, and

- H. Kamin. 1974. Siroheme: a new prosthetic group participating in six-electron reduction reactions catalyzed by both sulphite and nitrite reductases. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 71:612.
25. Nason, A., and H.J. Evans. 1954. Triphosphopyridine nucleotide-nitrate reductase in *Neurospora*. *J. Biol. Chem.* 202:655.
26. Nicholas, D.J.D., and A. Nason. 1954. Mechanism of action of nitrate reductase from *Neurospora*. *J. Biol. Chem.* 211:183.
27. Nicholas, D.J.D., and A. Nason. 1955. Role of molybdenum as a constituent of nitrate reductase from soybean leaves. *Plant Physiol.* 30:135.
28. Nightingale, G.T., L.G. Schermerhorn, and W.R. Robbins. 1928. *The Growth Status of the Tomato as Correlated with Organic Nitrogen and Carbohydrates in Roots, Stems and Leaves*. Bull. 461. N.J. Agr. Exp. Sta.
29. Paulsen, G.M., and J.E. Harper. 1968. Evidence for a role of calcium in nitrate assimilation in wheat seedlings. *Plant Physiol.* 43:775.
30. Phillips, D.A., R.M. Daniel, C.A. Appleby, and H.J. Evans. 1973. Isolation from *Rhizobium* of factors which transfer electrons to soybean nitrogenase. *Plant Physiol.* 51:136.
31. Phillips, D.A., R.L. Howard, and H.J. Evans. 1973. Studies on the genetic control of a nitrogenase component in leguminous root nodules. *Physiol. Plant.* 28:248.
32. Ritenour, G.L., K.W. Joy, J. Bunning, and R.H. Hageman. 1967. Intracellular localization of nitrate reductase, nitrite reductase, and glutamic acid dehydrogenase in green leaf tissue. *Plant Physiol.* 42:233.
33. Smillie, R.M., and B. Entach. 1971. Phytoflavin. In A. San Pietro, ed., *Methods in Enzymology*, vol. 23. New York: Academic Press.
34. Stevens, S.E., and C. Van Baalen. 1973. Characteristics of nitrate in a mutant of the blue-green alga *Agmenellum quadruplicatum*. *Plant Physiol.* 51:350.
35. Stiles, W. 1961. *Trace Elements in Plants*, 3rd ed. New York: Cambridge University Press.
36. Stiller, M. 1966. Hydrogenase-mediated nitrite reduction in *Chlorella*. *Plant Physiol.* 41:348.
37. Stiller, M., and J.K.H. Lee. 1964. Hydrogenase activity in *Chlorella*. *Biochim. Biophys. Acta* 93:174.
38. Street, H.E., and D.E.G. Sheat. 1958. The absorption and availability of nitrate and ammonia. In W. Ruhland, ed. *Encyclopedia of Plant Physiology* 8:150. Berlin: Springer.
39. Thimann, K.V. 1939. The physiology of nodule formation. *Trans. Third. Comm. Intern. Soc. Soil Sci.*, New Brunswick, N.J.
40. Tiedjens, V.A. 1934. Factors affecting assimilation of ammonia and nitrate nitrogen particularly in tomato and apple. *Plant Physiol.* 9:31.
41. Travis, R.L., W.R. Jordan, and R.C. Huffaker. 1970. Light and nitrate requirements for induction of nitrate reductase activity in *Hordeum vulgare*. *Physiol. Plant.* 23:678.
42. Travis, R.L., and J.L. Key. 1971. Correlation between polyribosome level and the ability to induce nitrate reductase in dark-grown corn seedlings. *Plant Physiol.* 48:617.
43. Verhoeven, W. 1956. Some remarks on nitrate and nitrite metabolism in microorganisms. In W.D. McElroy and B. Glass, eds., *Inorganic Nitrogen Metabolism*, Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
44. Virtanen, A.I., J. Erkama, and H. Linkola. 1947. On the relation between nitrogen fixation and leghaemoglobin content of leguminous root nodules. II. *Acta Chem. Scand.* 1:861.
45. Virtanen, A.I., and J.K. Miettinen. 1963. Biological nitrogen fixation. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
46. Walker, J.B. 1952. Arginosuccinic acid from *Chlorella pyrenoidosa*. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 38:561.
47. Wallace, W. 1973. The distribution and characteristics of nitrate reductase and glutamate dehydrogenase in the maize seedling. *Plant Physiol.* 52:191.
48. White, P.R. 1937. Amino acids in the nutrition of excised tomato roots. *Plant Physiol.* 12:793.

49. Wilson, P.W. 1940. *The Biochemistry of Symbiotic Nitrogen Fixation*. Madison: University of Wisconsin Press.
50. Wilson, P.W. 1958. Asymbiotic nitrogen fixation. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 8:9. Berlin: Springer.
51. Wilson, P.W., and C.J. Lind. 1943. Carbon monoxide inhibition of *Azotobacter* in microrespiration experiments. *J. Bacter.* 45:219.
52. Wilson, P.W., and W.W. Umbreit. 1937. Mechanism of symbiotic nitrogen fixation. III. Hydrogen as a specific inhibitor. *Arch. Mikrobiol.* 8:440.
53. Wilson, P.W., W.W. Umbreit, and S.B. Lee. 1938. Mechanism of symbiotic nitrogen fixation. IV. Specific inhibition by hydrogen. *Biochem. J.* 32:2084.
54. Winter, H.C., and R.H. Burris. 1976. Nitrogenase. *Ann. Rev. Biochem.* 45:409.
55. Wipf, L., and D.C. Cooper. 1938. Chromosome numbers in nodules and roots of red clover, common vetch and garden peas. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 24:87.
56. Wipf, L., and D.C. Cooper. 1940. Somatic doubling of chromosomes and nodular infection in certain *Leguminosae*. *Am. J. Bot.* 27:821.
- teins in germinating grain. *New Phytol.* 57:106.
6. Hattori, A. 1958. Studies on the metabolism of urea and other nitrogenous compounds in *Chlorella ellipsoidea*. II. Changes in levels of amino acids and amides during the assimilation of ammonia and urea by nitrogen-starved cells. *J. Biochem. (Tokyo)* 45:57.
7. Hendry, L.B., and F.H. Witham. 1979. Stereochemical recognition in nucleic acid—amino acid interactions and its implications in biological coding: a model approach. *Perspect. Biol. Med.* 22:333.
8. Hendry, L.B., F.H. Witham, and O.L. Chapman. 1977. Gene regulation: the involvement of stereochemical recognition in DNA—small molecule interactions. *Perspect. Biol. Med.* 21:120.
9. Oaks, A., and H. Beevers. 1964. The requirement for organic nitrogen in *Zea mays* embryos. *Plant Physiol.* 39:37.
10. Schweet, R.S., F.C. Bovard, E. Allen, and F. Glassman. 1958. The incorporation of amino acids into ribonucleic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 44:173.
11. Synenki, R.M., C.S. Levings, III, and D.M. Shah. 1978. Physicochemical characterization of mitochondrial DNA from soybean. *Plant Physiol.* 61:460.
12. Watson, J.D., and F.H.C. Crick. 1953. Molecular structure of nucleic acids. *Nature* 171:737.
13. Wilson, D.G., K.W. King, and R.H. Burris. 1954. Transamination in plants. *J. Biol. Chem.* 208:863.

Chapter 9

1. Anfinsen, C.B. 1959. *The Molecular Basis of Evolution*. New York: Wiley.
2. Berg, P., and E.J. Ofengand. 1958. An enzymatic mechanism for linking amino acids to RNA. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 44:78.
3. Danielson, C.E. 1951. The breakdown of high molecular reserve proteins of peas during germination. *Acta Chem. Scand.* 5:551.
4. Folkes, B.F. 1959. The position of amino acids in the assimilation of nitrogen and the synthesis of proteins in plants. *S.E.B. Symposia* 13:126.
5. Folkes, B.F., and E.W. Yemm. 1958. The respiration of barley plants. X. Respiration and the metabolism of amino acids and pro-

Chapter 10

1. Goodwin, T.W., and E.I. Mercer. 1973. *Introduction to Plant Biochemistry*. New York: Pergamon Press.
2. Hellerman, L., and C.C. Stock. 1938. Activation of enzymes. *J. Biol. Chem.* 125:771.
3. McGilvery, R.W., with G. Goldstein. 1979. *Biochemistry: A Functional Approach*. Philadelphia: Saunders.
4. Sumner, J.B. 1926. The isolation and crys-

tallization of the enzyme urease. *J. Biol. Chem.* 69:435.

Chapter 11

1. Akazawa, T., T. Minamikawa, and T. Murata. 1964. Enzymic mechanism of starch synthesis in ripening rice grains. *Plant Physiol.* 39:371.
2. Barker, F., H. Nasr, F. Morrice, and J. Bruce. 1950. Bacterial breakdown of structural starches in the digestive tract of ruminant and non-ruminant mammals. *J. Path.* 62:617.
3. Baum, H., and G.A. Gilbert. 1953. A simple method for the preparation of crystalline potato phosphorylase and Q-enzyme. *Nature* 17:983.
4. Bernfeld, P. 1951. Enzymes of starch degradation and synthesis. *Adv. Enzymol.* 12:379.
5. Bourne, E.J., and H. Weigel. 1954. ¹⁴C-cellulose from *Acetobacter acetigenum*. *Chem. Ind.* (30 January):132.
6. Brimacombe, J.S., and M. Stacey. 1962. Cellulose, starch, and glycogen. In M. Florkin and H.S. Mason, eds., *Comparative Biochemistry*. New York: Academic Press.
7. Brummond, D.O., and A.P. Gibbons. 1964. The enzymatic synthesis of cellulose by the higher plant. *Biochem. Biophys. Res. Com.* 17:156.
8. Caputto, R., L.F. Leloir, C.E. Cardini, and A.C. Paladini. 1950. Isolation of the coenzyme of the galactose phosphate-glucose phosphate transformation. *J. Biol. Chem.* 184:333.
9. Doesburg, J.J. 1973. The pectic substances. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
10. Edelman, J., and M.A. Hall. 1964. Effect of growth hormones on the development of invertase associated with cell walls. *Nature* 201:296.
11. Edelman, J., and T.G. Jefford. 1964. The metabolism of fructose-polymers in plants. *Biochem. J.* 93:148.
12. French, D. 1954. The raffinose family of oligosaccharides. *Adv. Carbohydrate Chem.* 9:149.
13. Gibbs, M. 1959. Metabolism of carbon compounds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 10:329.
14. Glaser, L. 1958. The synthesis of cellulose in cell-free extracts of *Acetobacter xylinum*. *J. Biol. Chem.* 232:627.
15. Gottschalk, A., 1958. The enzymes controlling hydrolytic phosphorolytic and transfer reactions of the oligosaccharides. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 6:87. Berlin-Springer.
16. Hanes, C.S. 1940. The reversible formation of starch from glucose-1-phosphate catalyzed by potato phosphorylase. *Proc. Roy. Soc. (London)* B129:174.
17. Hobson, P.N., W.J. Whelan, and S. Peat. 1951. The enzymatic synthesis and degradation of starch. XIV. R-enzyme. *J. Chem. Soc.* 1451.
18. Kaufman, P.B., N. Ghosheh, and H. Ikuma. 1968. Promotion of growth and invertase activity by gibberellic acid in developing *Avena* internodes. *Plant Physiol.* 43:29.
19. Manner, D.J. 1973. Starch and inulin. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
20. Maruo, B., and T. Kobayaski. 1951. Enzymic scission of the branch links in amylopectin. *Nature* 167:606.
21. Mendicino, J. 1960. Sucrose phosphate synthesis in wheat germ and green leaves. *J. Biol. Chem.* 235:3347.
22. Miller, L.P. 1973. Mono- and oligosaccharides. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
23. Murata, T., T. Minamikawa, T. Akazawa, and T. Sugiyama. 1964. Isolation of adenosine diphosphate glucose from ripening rice grains and its enzymic synthesis. *Arch. Biochem. Biophys.* 106:371.
24. Murata, T., T. Sugiyama, and T. Akazawa. 1964. Enzymic mechanism of starch synthesis in ripening rice grains. II. Adenosine diphosphate glucose pathway. *Arch. Biochem. Biophys.* 107:92.
25. Palmer, J.M. 1966. The influence of growth

- regulating substances on the development of enhanced metabolic rates in thin slices of beetroot storage tissue. *Plant Physiol.* 41:1173.
26. Peat, S., W.J. Whelan, and W.R. Rees. 1953. D-Enzyme: a disproportionating enzyme in potato juice. *Nature* 172:158.
 27. Ranson, S.L., and M. Thomas. 1963. Enzyme action in plant metabolism. In W.B. Turill, ed., *Vistas in Botany*. New York: Macmillan.
 28. Rorem, E.S., H.G. Walker, and R.M. McCready. 1960. Biosynthesis of sucrose and sucrose-phosphate in sugar beet leaf extract. *Plant Physiol.* 35:269.
 29. Scherpenberg, H. van, W. Grobner, and O. Kandler. 1965. *Beitr. Biochem. Physiol. Naturstoffen Festschr.* 387, 406.
 30. Schramm, M., Z. Gromet, and S. Hestrin. 1957. Role of hexose phosphate in synthesis of cellulose by *Acetobacter xylinum*. *Nature*. 179:28.
 31. Sellmair, J. and O. Kandler. 1970. *Z. Pflanzenphysiol.* 63:65.
 32. Teng, J. and R.L. Whistler. 1973. Cellulose and chitin. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
 33. Timell, T.E. 1965. Wood and bark polysaccharides. In W.A. Coté, Jr., ed., *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*. Syracuse, N.Y.: Syracuse University Press.
 34. Walker, D.A., and W.J. Whelan. 1959. Synthesis of amylose by potato D-enzyme. *Nature* 183:46.
 35. Webb, K.L., and J.W.A. Burley. 1964. Stachyose translocation in plants. *Plant Physiol.* 39:973.
 36. Whelan, W.J. 1958. Starch and similar polysaccharides. In W. Rühlend, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 6:154. Berlin: Springer.
 37. Wolfrom, M.L., and A. Thompson. 1956. Occurrence of the (1 → 3)-linkage in starches. *J. Am. Chem. Soc.* 78:4116.
 38. Worth, H.G.J. 1967. The chemistry and biochemistry of pectic substances. *Chem. Rec.* 67:465.
 39. Zimmermann, M.H. 1957. Translocation of organic substances in trees. I. The nature of the sugars in the sieve tube exudate of trees. *Plant Physiol.* 32:288.
 40. Zimmermann, M.H. 1957. Translocation of organic substances in trees. II. On the translocation mechanism in the phloem of white ash. *Plant Physiol.* 32:399.

Chapter 12

1. Akoyunoglou, G.A., and H.W. Siegelman. 1968. Protochlorophyllide resynthesis in dark-grown bean seedlings. *Plant Physiol.* 43:66.
2. Allen, M.B. 1966. Distribution of the chlorophylls. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
3. Bamji, M.S., and N.I. Krinsky. 1965. Carotenoid de-epoxidation in algae. II. Enzymatic conversion of antheraxanthin to zeaxanthin. *J. Biol. Chem.* 240:467.
4. Bartels, P.G., K. Matsuda, A. Siegel, and T.E. Weler. 1967. Chloroplast ribosome formation: inhibition by 3-amino-1,2,4-triazole. *Plant Physiol.* 42:736.
5. Bergeron, J. 1959. The bacterial chromatophore. In *The Photochemical Apparatus—Its Structure and Function*. Brookhaven Symp. Biol. 11:118.
6. Blackman, F. 1905. Optima and limiting factors. *Ann. Bot.* 19:281.
7. Boardman, N.K. 1966. Protochlorophyll. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
8. Bogorad, L. 1965. Studies of phycobiliproteins. In D.W. Krogmann and W.H. Powers, eds., *Biochemical Dimensions of Photosynthesis*. Detroit, Mich.: Wayne State University Press.
9. Bogorad, L. 1966. The biosynthesis of chlorophylls. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
10. Bogorad, L. 1967. Chloroplast structure and

- development. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the Sun: Photosynthesis in Plant Life*. New York: Academic Press.
11. Bogorad, L., F.V. Mercer, and R. Mullens. 1963. Photosynthetic mechanisms of green plants. *Natl. Acad. Sci. Natl. Res. Council Publ.* 1145:560.
 12. Calvin, M. 1955. Function of carotenoids in photosynthesis. *Nature* 176:1211.
 13. Calvin, M. 1959. From microstructure of macrostructure and function in the photochemical apparatus. In *The Photochemical Apparatus—Its Structure and Function*. Brookhaven Symp. Biol. 11:160.
 14. Devlin, R.M., and A.V. Barker. 1971. *Photosynthesis*. New York: Van Nostrand Reinhold.
 15. Duysens, L. 1956. Energy transformations in photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:25.
 16. Gantt, E., and S.F. Conti. 1965. The ultrastructure of *Porphyridium cruentum*. *J. Cell Biol.* 26:365.
 17. Gantt, E., and S.F. Conti. 1966. Granules associated with the chloroplast lamellae of *Porphyridium cruentum*. *J. Cell Biol.* 29:423.
 18. Gantt, E., and S.F. Conti. 1967. Phycobilliprotein localization in algae. In *Energy conversion by the photosynthetic apparatus*. Brookhaven Symp. Biol. 19:393.
 19. Gassman, M., and L. Bogorad. 1967. Control of chlorophyll production in rapidly greening bean leaves. *Plant Physiol.* 42:774.
 20. Gassman, M., and L. Bogorad. 1967. Studies on the regeneration of protochlorophyllide after brief illumination of etiolated bean leaves. *Plant Physiol.* 42:781.
 21. Gibson, K.D., W.G. Laver, and A. Neuburger. 1958. Initial stages in the biosynthesis of prophytyns. 2. The formation of δ -aminolevulinic acid from glycine and succinyl-coenzyme A by particles from chicken erythrocytes. *Biochem. J.* 70:71.
 22. Giraud, G. 1966. In J.B. Thomas and J.C. Goedheer, eds., *Currents in Photosynthesis*. Rotterdam: Ad. Donker.
 23. Glass, B. 1961. Summary. In W. McElroy and B. Glass, eds., *Light and Life*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
 24. Goodwin, T. 1960. Chemistry, biogenesis and physiology of the carotenoids. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology*. 5: Part 1, 394. Berlin: Springer.
 25. Granick, S. 1954. Enzymatic conversion of δ -aminolevulinic acid to porphobilinogen. *Science* 120:1105.
 26. Granick, S. 1961. Magnesium protoporphyrin monoester and protoporphyrin monomethyl ester in chlorophyll biosynthesis. *J. Biol. Chem.* 236:1168.
 27. Granick, S. 1961. The pigments of the biosynthetic chain of chlorophyll and their interaction with light. *Proc. 6th Int. Biochem. Congr. Biochem. Moscow* 6:176.
 28. Hadziyev, D., S.L. Mehta, and S. Zalik. 1968. Studies on the ribonucleic acid from wheat leaves and chloroplasts. *Plant Physiol.* 43:229.
 29. Haxo, F., and L. Blinks. 1950. Photosynthetic action spectra of marine algae. *J. Gen. Physiol.* 33:389.
 30. Jacobson, A.B., H. Swift, and L. Bogorad. 1963. Cytochemical studies concerning the occurrence and distribution of RNA in plastids of *Zea mays*. *J. Cell Biol.* 17:557.
 31. Kikuchi, G., A. Kumar, P. Talmadge, and D. Shemin. 1958. The enzymatic synthesis of δ -aminolevulinic acid. *J. Biol. Chem.* 233:1214.
 32. Kirk, J.T.O., R.A.E. Tilney-Bassett. 1978. *The Plastids: Their Chemistry, Structure, Growth and Inheritance*. New York: Elsevier North-Holland.
 33. Klein, S., and L. Bogorad. 1964. Fine structural changes in proplastids during photo-destruction of pigments. *J. Cell Biol.* 22:443.
 34. Koski, V.M., and J.H.C. Smith. 1951. Chlorophyll formation in a mutant white seedling-3. *Arch. Biochem. Biophys.* 34:189.
 35. Krinsky, N.I. 1966. The role of carotenoid pigments as protective agents against photosensitized oxidation in chloroplasts. In T.W. Goodwin, ed., *Biochemistry of Chloroplasts*, vol. 1. New York: Academic Press.
 36. Krinsky, N.I. 1968. The protective function

- of carotenoid pigments. In A.C. Giese, ed., *Photophysiology*. vol. 3. New York: Academic Press.
37. Lemberg, R. 1928. Die Chromoproteide der Rotalgen. I. Justus Liebigs. *Ann. Chem.* 461:46.
38. Loomis, W. 1960. Historical Introduction. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 5; Part 1, 85. Berlin: Springer.
39. Lundegårdh, H. 1966. Action spectra and the role of carotenoids in photosynthesis. *Physiol. Plant.* 19:754.
40. Lyttleton, J.W. 1962. Isolation of ribosomes from spinach chloroplasts. *Exp. Cell Res.* 26:312.
41. Mackinney, G. 1935. Leaf carotenes. *J. Biol. Chem.* 111:75.
42. Mathis, P., and K. Sauer. 1973. Chlorophyll formation in greening bean leaves during the early stages. *Plant Physiol.* 51:115.
43. Mudrack, K. 1956. Über Grössen und Strukturänderungen der Chloroplasten in Rohrzucker und Elektrolytlösungen. *Protoplasma* (Wien) 47:461.
44. O'Hocha, C. 1962. Phycobilins. In R. Lewin, ed., *Physiology and Biochemistry of Algae*. New York: Academic Press.
45. Parenti, F., and M.M. Margulies. 1967. In vitro protein synthesis by plastids of *Phaseolus vulgaris*. I. Localization of activity in the chloroplasts of a chloroplast containing fraction from developing leaves. *Plant Physiol.* 42:1179.
46. Park, R.B. 1965. The chloroplast. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. New York: Academic Press.
47. Possingham, J.V. 1980. Plastid replication and development in the life cycle of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:113.
48. Rebeiz, C.A., S. Larson, T.E. Weier, and P.A. Castelfranco. 1973. Chloroplast maintenance and partial differentiation *in vitro*. *Plant Physiol.* 51:651.
49. Ridley, S.M., and R.M. Leach. 1970. Division of chloroplasts in an artificial environment. *Nature* 227:463.
50. Sager, R. 1959. The architecture of the chloroplast in relation to its photosynthetic activities. In *The Photochemical Apparatus—Its Structure and Function*. Brookhaven Symp. Biol. 11:101.
51. Schiff, J.A., and H.T. Epstein. 1965. The continuity of the chloroplast in *Euglena*. In M. Locke, ed., *Reproduction: Molecular, Subcellular, and Cellular*. New York: Academic Press.
52. Seely, G.R. 1966. Photochemistry of chlorophylls *in vitro*. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
53. Shlyk, A.A., V.L. Kaler, L.I. Vlasenok, and V.I. Gaponenko. 1963. The final stages of biosynthesis of chlorophylls a and b in the green leaf. *Photochem. Photobiol.* 2:129.
54. Sistrom, W.R., M. Griffiths, and R.Y. Stanier. 1956. The biology of a photosynthetic bacterium which lacks carotenoids. *J. Cell. Comp. Physiol.* 48:473.
55. Strain, H.H., and W.A. Svec. 1966. Extraction, separation, estimation, and isolation of the chlorophylls. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
56. Sudytna, E.G. 1963. Chlorophyllase reaction in the last stage of biosynthesis of chlorophyll. *Photochem. Photobiol.* 2:181.
57. Sundqvist, C. 1973. The relationship between chlorophyllide accumulation, the amount of protochlorophyllide-636 and protochlorophyllide-650 in dark grown wheat leaves treated with 8-aminolevulinic acid. *Physiol. Plant.* 28:464.
58. von Wettstein, D. 1959. The formation of plastids structures. In *The Photochemical Apparatus—Its Structure and Function*. Brookhaven Symp. Biol. 11:138.
59. von Wettstein, D. 1967. Chloroplast structure and genetics. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the Sun—Photosynthesis in Plant Life*. New York: Academic Press.
60. Weir, T., and C. Stocking. 1952. The chloroplast: structure, inheritance and enzymology. *Bot. Rev.* 18:14.
61. Wolken, J. 1961. *Euglena: An Experimental Organism for Biochemical and Biophysical Stud-*

- ies. New Brunswick, N.J.: Rutgers University Press.
 62. Zeldin, M.H., and J.A. Schiff. 1967. RNA metabolism during light-induced chloroplast development in euglena. *Plant Physiol.* 42:922.
 63. Zscheile, F., and C. Comar. 1951. Influence of preparative procedure on the purity of chlorophyll components as shown by absorption spectra. *Bot. Gaz.* 102:463.
 64. Zscheile, F., J. White, B. Beadle, and J. Roach. 1942. The preparation and absorption spectra of five pure carotenoid pigments. *Plant Physiol.* 17:331.
 65. Zscheile, F., and C. Comar. 1951. Influence of preparative procedure on the purity of chlorophyll components as shown by absorption spectra. *Bot. Gaz.* 102:463.
 66. Zscheile, F., J. White, B. Beadle, and J. Roach. 1942. The preparation and absorption spectra of five pure carotenoid pigments. *Plant Physiol.* 17:331.
- ## Chapter 13
1. Allen, M., D. Arnon, J. Capindale, F. Whatley, and L. Durham. 1955. Photosynthesis by isolated chloroplasts. III. Evidence for complete photosynthesis. *J. Am. Chem. Soc.* 77:4149.
 2. Arnon, D. 1951. Extracellular photosynthetic reactions. *Nature* 167:1008.
 3. Arnon, D. 1967. Photosynthetic phosphorylation: facts and concepts. In T.W. Goodwin, ed., *Biochemistry of Chloroplasts*. New York: Academic Press.
 4. Arnon, D., M. Allen, and F. Whatley. 1954. Photosynthesis by isolated chloroplasts. *Nature* 174:394.
 5. Arnon, D., F. Whatley, and M. Allen. 1954. Photosynthesis by isolated chloroplasts. II. Photosynthetic phosphorylation, the conversion of light into phosphate bond energy. *J. Am. Chem. Soc.* 76:6324.
 6. Arnon, D., F. Whatley, and M. Allen. 1957. Triphosphopyridine nucleotide as a catalyst of photosynthetic phosphorylation. *Nature* 180:182.
 7. Bachofen, R., and D.I. Arnon. 1966. Crystalline ferredoxin from the photosynthetic bacterium *Chromatium Blochii*. *Biochim. Biophys. Acta* 120:259.
 8. Barr, R., and F.L. Crane. 1967. Comparative studies on plastoquinones. III. Distribution of plastoquinones in higher plants. *Plant Physiol.* 42:1255.
 9. Butler, W.L. 1966. Spectral characteristics of chlorophyll in green plants. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
 10. Clayton, R.K. 1966. Physical processes involving chlorophylls *in vivo*. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
 11. de Saussure, N.T. 1804. *Recherches chimiques sur la végétation*. Paris: V. Nyon.
 12. Einstein, A. 1905. Über einen die Erzeugung und Verwandlung des Lichtes betreffenden heuristischen Gesichtspunkt. *Ann. Physik* 17:132.
 13. Emerson, R. 1958. The Quantum Yield of Photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 9:1.
 14. French, C.S. 1960. The chlorophylls *in vivo* and *in vitro*. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 5, part 1:252. Berlin: Springer.
 15. Govindjee, R.G., and E. Rabinowitch. 1960. Two forms of chlorophyll *a* *in vivo* with two distinct photochemical functions. *Science* 132:355.
 16. Hill, R. 1937. Oxygen evolved by isolated chloroplasts. *Nature* 139:881.
 17. Homann, P.H. 1967. Studies on the manganese of the chloroplast. *Plant Physiol.* 42:997.
 18. Horio, T., and A. San Pietro. 1964. Action spectrum for ferricyanide photoreduction and redox potential for chlorophyll 683. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 51:1226.
 19. Jagendorf, A.T. 1975. Mechanism of photophosphorylation. In R.G. Govindjee, ed., *Bioenergetics of Photosynthesis*. New York: Academic Press.
 20. Kok, B. 1961. Partial purification and determination of oxidation reduction potential of the photosynthetic chlorophyll complex absorbing at 700 mμ. *Biochim. Biophys. Acta* 48:527.
 21. Kok, B. 1967. Photosynthesis—physical aspects. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the Sun: Photosynthesis in Plant Life*. New York: Academic Press.

22. Loomis, W. 1960. Historical introduction. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 5, part 1:85. Berlin: Springer.
23. Mitchell, P. 1961. Coupling of phosphorylation and hydrogen transfer by chemiosmotic type of mechanism. *Nature* (London) 191:144.
24. Mitchell, P. 1978. Protonmotive chemiosmotic mechanism in oxidative and photosynthetic phosphorylation. *Trends Biochem. Sci.* 3:N58.
25. Myers, J., and C.S. French. 1960. Relationship between time course, chromatic transient, and enhancement phenomena of photosynthesis. *Plant Physiol.* 35:963.
26. San Pietro, A. 1967. Electron transport in chloroplasts. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the Sun: Photosynthesis in Plant Life*. New York: Academic Press.
27. San Pietro, A., and H.M. Lang. 1958. Photosynthetic pyridine nucleotide reductase. I. Partial purification and properties of the enzyme from spinach. *J. Biol. Chem.* 231:211.
28. Shln, M., and D.I. Arnon. 1965. Enzymic mechanisms of pyridine nucleotide reduction in chloroplasts. *J. Biol. Chem.* 240:1405.
29. Shln, M., K. Tagawa, and D.I. Arnon. 1963. Crystallization of ferredoxin-TPN reductase and its role in the photosynthetic apparatus of chloroplasts. *Biochem. Z.* 338:84.
30. Szent-Gyorgyi, A. 1941. The study of energy levels in biochemistry. *Nature* 148:157.
31. Tagawa, K., and D.I. Arnon. 1962. Ferredoxin as electron carrier in photosynthesis and in the biological production and consumption of hydrogen gas. *Nature* 195:537.
32. Van Niel, C.B. 1941. The bacterial photosyntheses and their importance for the general problem of photosynthesis. *Adv. Enzymol.* 1:263.
33. Van Niel, C.B. 1962. The present status of the comparative study of photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13:1.
34. Vernon, L.P. 1967. The photosynthetic apparatus in bacteria. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the*

Sun: Photosynthesis in Plant Life. New York: Academic Press.

Chapter 14

1. Baeyer, A. 1870. Über die Wasserentziehung und ihre Bedeutung für das Pflanzenleben und die Gährung. *Ber. Dtsch. Chem. Ges.* 3:63.
2. Barker, H. 1935. Photosynthesis in diatoms. *Arch. Mikrobiol.* 6:141.
3. Bassham, J., A. Benson, L. Kay, A. Harris, A. Wilson, and M. Calvin. 1954. The path of carbon in photosynthesis. XXI. The cyclic regeneration of carbon dioxide acceptor. *J. Am. Chem. Soc.* 76:1760.
4. Bassham, J., and M. Calvin. 1957. *The Path of Carbon in Photosynthesis*. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
5. Billings, W., and R. Morris. 1951. Reflection of visible and infrared radiation from leaves of different ecological groups. *Am. J. Bot.* 38:327.
6. Bormann, F. 1956. Ecological implications of changes in photosynthetic response of *Pinus taeda* seedling during ontogeny. *Ecology* 37:70.
7. Bowes, G., and W.L. Ogren. 1972. Oxygen inhibition and other properties of soybean ribulose-1,5-diphosphate carboxylase. *J. Biol. Chem.* 247:2171.
8. Bowes, G., W.L. Ogren, and R.H. Hageman. 1975. pH dependence of the K_m (CO_2) of ribulose-1,5-diphosphate carboxylase. *Plant Physiol.* 56:630.
9. Brown, H., and F. Escombe. 1902. The influence of varying amounts of carbon dioxide in the air on the photosynthetic process of leaves and on the mode of growth of plants. *Proc. Roy. Soc.* 70B:397.
10. Calvin, M. 1956. The photosynthetic carbon cycle. *J. Am. Chem. Soc.* 78:1895.
11. Calvin, M. 1959. From microstructure to macrostructure and function in the photochemical apparatus. In *The photochemical apparatus—its structure and function*. Brookhaven Symp. Biol. 11:160.

12. Calvin, M., and A.A. Benson. 1948. The path of carbon in photosynthesis. *Science* 107:476.
13. Clayton, R.K. 1965. *Molecular Physics in Photosynthesis*. New York: Blaisdell Publishing.
14. Commoner, B. 1961. Electron spin resonance studies of photosynthetic systems. In W.D. McElroy and B. Glass, eds. *Light and Life*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
15. Gaffron, R. 1960. Energy storage. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
16. Gibbs, M., and O., Kandler. 1957. Asymmetric distribution of ^{14}C in sugars formed during photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 43:446.
17. Hatch, M.D., and C.R. Slack. 1966. Photosynthesis by sugarcane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. *Biochem. J.* 101:103.
18. Hatch, M.D., C.R. Slack, and H.S. Johnson. 1967. Further studies on a new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in sugarcane and its occurrence in other plant species. *Biochem. J.* 102:417.
19. Heinicke, A., and N. Childers. 1937. The daily rate of photosynthesis during the growing season of 1935, of a young apple tree of bearing age. *Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Mem.* 201:3.
20. Hill, R., and C. Whittingham. 1953. The induction phase of photosynthesis in *Chlorella* determined by a spectroscopic method. *New Phytol.* 52:133.
21. Kandler, O., and M. Gibbs. 1956. A symmetric distribution of C^{14} in the glucose phosphates formed during photosynthesis. *Plant Physiol.* 31:411.
22. Kandler, O., and F. Schütz. 1956. Untersuchungen über die photoxydative Farbstoffzerstörung und Stoffwechselhemmung bei *Chlorella* Mutanten und panaschierten *Oenotheren*. *Z. Naturforsch.* 11b:708.
23. Kortschak, H.P., C.B. Harit, and G.O. Burr. 1965. Carbon dioxide fixation in sugarcane leaves. *Plant Physiol.* 40:209.
24. Kreuzler, U. 1885. Über eine Methode zur Beobachtung der Assimilation und Athmung der Pflanzen und über einige diese Vorgänge beeinflussenden Momente. *Land. Jahrb.* 14:913.
25. Kreuzler, U. 1887. Beobachtungen über die Kohlensäure-Aufnahme und Ausgabe (Assimilation und Athmung) der Pflanzen. II. Mitteilung. Abhängigkeit von Entwicklungszustand-Einfluss der Temperatur. *Land Jahrb.* 16:711.
26. Laetsch, W.M. 1974. The C-4 syndrome: a structural analysis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:27.
27. Loustalot, A. 1945. Influence of soil moisture conditions on apparent photosynthesis and transpiration of pecan leaves. *J. Agr. Research* 71:519.
28. McAllister, E., and J. Myers. 1940. The time course of photosynthesis and fluorescence observed simultaneously. *Smithsonian Inst. Misc. Collection* 99, No. 6.
29. Meyer, B., and D. Anderson. 1952. *Plant Physiology*. Princeton, N.J.: Van Nostrand.
30. Mitchell, J.W. 1936. Effect of atmospheric humidity on rate of carbon fixation of plants. *Bot. Gaz.* 98:87.
31. Noddack, W., and C. Kopp. 1940. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure durch die grünen Pflanzen. IV. Assimilation und Temperatur. *Z. Physik. Chem.* 187A:79.
32. Ochoa, S. 1946. Enzymatic mechanisms of carbon dioxide assimilation. In D. Green, ed., *Currents in Biochemical Research*. New York: Interscience Publishers.
33. Ochoa, S., A. Mehler, and A. Kornberg. 1948. Biosynthesis of dicarboxylic acids by carbon dioxide fixation. I. Isolation and properties of an enzyme from pigeon liver catalyzing the reversible oxidative decarboxylation of L-malic acid. *J. Biol. Chem.* 174:979.
34. Ochoa, S., and W. Vishniac. 1952. Carboxylation reactions and photosynthesis. *Science* 115:297.
35. Ogren, W.L., and G. Bowes. 1971. Ribulose diphosphate carboxylase regulates soybean photorespiration. *Nature New Biol.* 230:159.

36. Paechnatz, G. 1938. Zur Frage der Assimilation von Formaldehyd durch die grüne Pflanze. *Z. Bot.* 32:161.
37. Pantanelli, E. 1903. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äusseren Bedingungen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 39:167.
38. Pokrowski, G. 1925. Über die Lichtabsorption von Blättern einiger Bäume. *Biochem. Z.* 165:420.
39. Rabinowitch, E. 1945. *Photosynthesis and Related Processes*, vol. I. New York: Interscience Publishers.
40. Rabinowitch, E. 1951. *Photosynthesis and Related Processes*, vol. II, part I. New York: Interscience Publishers.
41. Rabinowitch, E. 1956. *Photosynthesis and Related Processes*, vol. II, part 2. New York: Interscience Publishers.
42. Ruben, S., W. Hassid, and M. Kamen. 1939. Radioactive carbon in the study of photosynthesis. *J. Am. Chem. Soc.* 61:661.
43. Ruben, S., and M. Kamen. 1940. Photosynthesis with radioactive carbon. IV. Molecular weight of the intermediate products and a tentative theory of photosynthesis. *J. Am. Chem. Soc.* 62:3451.
44. Ruben, S., and M.D. Kamen. 1940. Radioactive carbon in the study of respiration in heterotrophic systems. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.* 26:418.
45. San Pietro, A., and H.M. Lang. 1958. Photosynthetic pyridine nucleotide reductase. I. Partial purification and properties of the enzyme from spinach. *J. Biol. Chem.* 231:211.
46. Schneider, G., and N. Childers. 1941. Influence of soil moisture on photosynthesis, respiration, and transpiration of apple leaves. *Plant Physiol.* 16:565.
47. Seybold, A. 1932. Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter. II. *Planta* 18:479.
48. Slack, C.R., and M.D. Hatch. 1967. Comparative studies on the activity of carboxylases and other enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses. *Biochem. J.* 103:660.
49. Stainer, R. 1959. Formation and function of photosynthetic pigment system in purple bacteria. *Brookhaven Symp. Biol.* 11:13.
50. Stillier, M. 1962. The path of carbon in photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13:151.
51. Talling, J. 1961. Photosynthesis under natural conditions. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12:133.
52. Thomas, M.D., and G.R. Hill. 1949. Photosynthesis under field conditions. In J. Franck and W.E. Loomis, eds., *Photosynthesis in Plants*. Ames: Iowa State College Press.
53. Ting, I., and W. Loomis. 1963. Diffusion through stomates. *Am. J. Bot.* 50:866.
54. Verduin, J., and W.E. Loomis. 1944. Absorption of carbon dioxide by maize. *Plant Physiol.* 19:278.
55. Vernon, L.P., and B. Ke. 1966. Photochemistry of chlorophyll in vivo. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
56. Warburg, O. 1958. Photosynthesis. *Science* 128:68.
57. Warburg, O., H. Klotzsch, and G. Krip-pahl. 1957. Über das Verhalten einiger Aminosäuren in *Chlorella* bei Zusatz von markierter Kohlensäure. *Z. Naturf.* 126:481.
58. Wolken, J., and A. Mellon. 1957. Light and heat in the bleaching of chloroplasts in *Euglena*. *Biochim. Biophys. Acta* 25:267.
59. Yocum, C.F., and A. San Pietro. 1969. Ferredoxin reducing substance from spinach. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 36:614.

Chapter 15

1. Beer, M. 1959. Fine structure of phloem of *Cucurbita* as revealed by the electron microscope. *Proc. Int. Bot. Congr., 9th Congr., Montreal, Canada* 2:26. Toronto: University of Toronto Press.

2. Biddulph, O., and R. Cory. 1957. An analysis of translocation in the phloem of the bean plant using THO, P³², and C¹⁴. *Plant Physiol.* 32:608.
3. Biddulph, O., and R. Cory. 1965. Translocation of C¹⁴ metabolites in the phloem of the bean plant. *Plant Physiol.* 40:119.
4. Biddulph, S.F. 1956. Visual indications of S³⁵ and P³² translocation in the phloem. *Am. J. Bot.* 43:143.
5. Bielecki, R.L. 1966. Sites of accumulation in excised phloem and vascular tissues. *Plant Physiol.* 41:455.
6. Booth, A., J. Moorby, C.R. Davies, H. Jones, and P.F. Wareing. 1962. Effect of indolyl-3-acetic acid on the movements of nutrients within the plant. *Nature* 194:204.
7. Bouch, G.B., and J. Cronshaw. 1965. The fine structure of differentiating sieve tube elements. *J. Cell. Biol.* 25:79.
8. Buchanan, J. 1953. The path of carbon in photosynthesis. XIX. The identification of sucrose phosphate in sugar beet leaves. *Arch. Biochem. Biophys.* 44:140.
9. Burley, J. 1961. Carbohydrate translocation in raspberry and soybean. *Plant Physiol.* 36:820.
10. Crafts, A.S. 1951. Movement of assimilates, viruses, growth regulators, and chemical indicators in plants. *Bot. Rev.* 17:203.
11. Crafts, A.S. 1961. *Translocation in Plants*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
12. Crafts, A.S., and C.E. Crisp. 1971. *Phloem Transport in Plants*. San Francisco: Freeman.
13. Currier, H.B., and C.Y. Shih. 1968. Sieve tubes and callose in *Elodea* leaves. *Am. J. Bot.* 55:145.
14. DeStigter, H.C.M. 1961. Translocation of C¹⁴ photosynthates in the graft muskmelon *Cucurbita ficifolia*. *Acta Bot. Neerlandica* 10:466.
15. Duloy, M., F.V. Mercer, and N. Rathgeber. 1961. Studies in translocation. II. Submicroscopic anatomy of the phloem. *Aust. J. Biol. Sci.* 14:506.
16. Esau, K. 1947. A study of some sieve-tube inclusions. *Am. J. Bot.* 34:224.
17. Esau, K. 1950. Development and structure of the phloem tissue. II. *Bot. Rev.* 16:67.
18. Esau, K. 1960. *Anatomy of Seed Plants*. New York: Wiley.
19. Esau, K. 1965. Parenchyma cells in the conducting system (the "pumps" and "sinks"). *Plant Physiol.* 40:xxvii.
20. Evert, R.F., and L. Murmanis. 1965. Ultra structure of the secondary phloem of *Tilia americana*. *Am. J. Bot.* 52:95.
21. Gage, R., and S. Aronoff. 1960. Radioautography of tritiated photosynthate arising from HTO. *Plant Physiol.* 35:65.
22. Gauch, H.G., and W.M. Dugger, Jr. 1953. The role of boron in the translocation of sucrose. *Plant Physiol.* 28:457.
23. Geiger, D.R. 1966. Effect of sink region cooling on translocation of photosynthate. *Plant Physiol.* 41:1667.
24. Giaquinta, R.T., and D.R. Geiger. 1973. Mechanism of inhibition of translocation by localized chilling. *Plant Physiol.* 51:372.
25. Goren, R., and A.W. Galston. 1966. Control by phytochrome of C¹⁴-sucrose incorporation into buds of etiolated pea seedlings. *Plant Physiol.* 41:1055.
26. Goren, R., and A.W. Galston. 1967. Phytochrome controlled C¹⁴-sucrose uptake into etiolated pea buds; effects of gibberellic acid and other substances. *Plant Physiol.* 42:1087.
27. Hansen, P. 1967. C¹⁴-studies on apple trees. I. The effect of the fruit on the translocation and distribution of photosynthates. *Physiol. Plant.* 20:382.
28. Harel, S., and L. Reinhold. 1966. The effect of 2,4-dinitrophenol on translocation in the phloem. *Physiol. Plant.* 19:634.
29. Hartt, C.E. 1965. The effect of temperature upon translocation of C¹⁴ in sugarcane. *Plant Physiol.* 40:74.
30. Hartt, C.E. 1966. Translocation in colored light. *Plant Physiol.* 41:369.
31. Hartt, C.E., H.P. Kortschak, A.J. Forbes, and G.O. Burr. 1963. Translocation of C¹⁴ in sugarcane. *Plant Physiol.* 38:305.
32. Hew, C.S., C.D. Nelson, and G. Krotkov.

1967. Hormonal control of translocation of photosynthetically assimilated C^{14} in young soybean plants. *Am. J. Bot.* 54:252.
33. Hewitt, S.P., and O.F. Curtis. 1948. The effect of temperature on loss of dry matter and carbohydrate from leaves by respiration and translocation. *Am. J. Bot.* 35:746.
34. Holman, R., and W. Robbins. 1938. *Textbook of General Botany for Colleges and Universities*. New York: Wiley.
35. Joy, K.W. 1964. Translocation in sugar beet. I. Assimilation of $C^{14}O_2$ and distribution of materials from leaves. *J. Exp. Bot.* 15:485.
36. Kriedemann, P., and H. Beevers. 1967. Sugar uptake and translocation in the castor bean seedling. I. Characteristics of transfer in intact and excised seedlings. *Plant Physiol.* 42:161.
37. Kursanov, A.L. 1963. Metabolism and the transport of organic substances in the phloem. In R.D. Preston, ed., *Advances in Botanical Research*. New York: Academic Press.
38. Kursanov, A.L., and M.I. Brovchenko. 1959. *Fiziol. Rastent.* 8:270.
39. Kursanov, A.L., M.V. Turkina, and I.M. Dubinina. 1953. Die Anwendung der Isopenmethode bei der Erforschung des Zuckertransportes in der Pflanze. *C.R. Acad. Sci. (USSR)* 68:1113.
40. McNairn, R.B. 1972. Phloem translocation and heat-induced callose formation in field-grown *Gossypium hirsutum* L. *Plant Physiol.* 50:366.
41. McNairn, R.B., and H.B. Currier. 1968. Translocation blockage by sieve plate callose. *Planta* 82:369.
42. Mason, T.G., and E.J. Maskell. 1928. Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. I. A study of diurnal variation in the carbohydrates of leaf, bark, and wood, and the effects of ringing. *Ann. Bot.* 42:189.
43. Mason, T.G., and E.J. Maskell. 1928. Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. II. The factors determining the rate and the direction of movement of sugars. *Ann. Bot.* 42:571.
44. Mason, T.G., and E. Phillis. 1937. The migration of solutes. *Bot. Rev.* 3:47.
45. Mittler, T.E. 1953. Amino acids in phloem sap and their excretion by aphids. *Nature* 172:207.
46. Mittler, T.E. 1958. Studies of the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus* (Gmelin) (Homoptera, Aphidae.) II. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honeydew. *Plant Physiol.* 35:74.
47. Mothes, K., and L. Engelbrecht. 1961. Kinetin and its role in nitrogen metabolism. In *Proc. Int. Bot. Congr., 9th cong., Montreal, Canada 2:996*. Toronto: University of Toronto Press.
48. Münch, E. 1930. *Die Stoffbewegungen in der Pflanze*. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag.
49. Nelson, C.D. 1963. Effect of climate on the distribution and translocation of assimilates. In L.T. Evans, *Environmental Control of Plant Growth*. New York: Academic Press.
50. Nelson, C.D., and P.R. Gorham. 1957. Uptake and translocation of C^{14} labeled sugars applied to primary leaves of soybean seedlings. *Can. J. Bot.* 35:339.
51. Nelson, C.D., and P.R. Gorham. 1959. Translocation of C^{14} -labeled amino acids and amides in the stems of young soybean plants. *Can. J. Bot.* 37:431.
52. Peel, A.J. 1967. Demonstration of solute movement from the extracambial tissues into the xylem stream in willow. *J. Exp. Bot.* 18:600.
53. Pristupa, N.A., and A.L. Kursanov. 1957. Descending flow of assimilates and its relation to the absorbing activity of roots. *Plant Physiol. (USSR), Friziol. Rast.* 4:395.
54. Roeckl, B. 1949. Nachweis eines Konzentrationshubes zwischen Palisadenzellen und Siebröhren. *Planta* 36:530.
55. Seth, A.K., and P.F. Wareing. 1967. Hormone-directed transport of metabolites and its possible role in plant senescence. *J. Exp. Bot.* 18:65.
56. Shih, C.Y., and H.B. Currier. 1969. Fine structure of phloem cells in relation to

- translocation in the cotton seedling. *Am. J. Bot.* 56:464.
57. Shindy, W.W., W.M. Klierer, and R.J. Weaver. 1973. Benzyladenine-induced movement of ^{14}C -labeled photosynthate into roots of *Vitis vinifera*. *Plant Physiol.* 51:345.
 58. Shiroya, M., C.D. Nelson, and G. Krotkov. 1961. Translocation of C^{14} in tobacco at different stages of development following assimilation of C^{14}O_2 by a single leaf. *Can. J. Bot.* 39:855.
 59. Sij, J.W., and C.A. Swanson. 1973. Effect of petiole anoxia on phloem transport in squash. *Plant Physiol.* 51:368.
 60. Swanson, C.A. 1959. Translocation of organic solutes. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
 61. Swanson, C.A., and R.H. Böhning. 1951. The effect of petiole temperature on the translocation of carbohydrates from bean leaves. *Plant Physiol.* 26:557.
 62. Swanson, C.A., and E.D.H. El-Shishiny. 1958. Translocation of sugars in grapes. *Plant Physiol.* 33:33.
 63. Swanson, C.A., and D.R. Geiger. 1967. Time course of low temperature inhibition of sucrose translocation in sugar beets. *Plant Physiol.* 42:751.
 64. Ullrich, W. 1961. Zur Sauerstoffabhängigkeit des Transportes in den Siebröhren. *Planta* 57:402.
 65. Vernon, L.P., and S. Aronoff. 1952. Metabolism of soybean leaves. IV. Translocation from soybean leaves. *Arch. Biochem. Biophys.* 36:383.
 66. Weatherley, P.E., A.J. Peel, and G.P. Hill. 1959. The physiology of the sieve tube. Preliminary experiments using aphid mouth parts. *J. Exp. Bot.* 10:1.
 67. Webb, J.A., and P.R. Gorham. 1964. Translocation of photosynthetically assimilated C^{14} in straight-necked squash. *Plant Physiol.* 39:663.
 68. Willenbrink, J. 1957. Über die Hemmung des Stofftransports in den Siebröhren durch lokale Inaktivierung verschiedener Atmungsenzyme. *Planta* 48:269.
 69. Zimmermann, M.H. 1957. Translocation of organic substances in trees. I. The nature of the sugars in the sieve tube exudate of trees. *Plant Physiol.* 32:288.
 70. Zimmermann, M.H. 1957. Translocation of organic substances in trees. II. On the translocation mechanism in the phloem of white ash. *Plant Physiol.* 32:399.
 71. Zimmermann, M.H. 1958. Translocation of organic substances in the phloem of trees. In K.V. Thimann, ed., *The Physiology of Forest Trees*. New York: Ronald Press.
 72. Zimmermann, M.H. 1958. Translocation of organic substances in trees. III. The removal of sugars from the sieve tubes in the white ash (*Fraxinus americana* L.). *Plant Physiol.* 33:213.
 73. Zimmermann, M.H. 1960. Transport in the phloem. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:167.

Chapter 16

1. Audus, L.J. 1936. Mechanical stimulation and respiration rate in 'cherry laurel'. *New Phytol.* 34:557.
2. Audus, L.J. 1939. Mechanical stimulation and respiration in the green leaf. II. Investigation on a number of angiospermic species. *New Phytol.* 38:284.
3. Audus, L.J. 1940. Mechanical stimulation and respiration in the green leaf. III. The effect of stimulation on the rate of fermentation. *New Phytol.* 39:65.
4. Audus, L.J. 1941. Mechanical stimulation and respiration in the green leaf. Parts IV and V. *New Phytol.* 40:86.
5. Bendall, D.S., and W.D. Bonner, Jr. 1971. Cyanide-insensitive respiration in plant mitochondria. *Plant Physiology* 47:236.
6. Breidenbach, R.W., A. Kahn, and H. Beevers. 1968. Characterization of glyoxysomes from castor bean endosperm. *Plant Physiology* 43:705.
7. Fernandes, D.S. 1923. Aerobe und anaerobe Atmung bei Keimlingen von *Plum sativum*. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 20:107.
8. Frenkel, C. 1972. Involvement of perox-

- idase and indole-3-acetic acid oxidase isoenzymes from pear, tomato and blueberry fruit in ripening. *Plant Physiol.* 49:757.
- III. Goodwin, T.W., and E.I. Mercer. 1972. *Introduction to Plant Biochemistry*. New York: Pergamon Press.
 10. Gunsalus, I.C. 1954. Group transfer and acyl-generating functions of lipoic acid derivatives. In W.D. McElroy and B. Glass, eds., *Mechanism of Enzyme Action*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
 11. Heath, O.V.S. 1950. Studies in stomatal behaviour. V. The role of carbon dioxide in the light response of stomata. *J. Exp. Bot.* 1:29.
 12. Henry, M.F., and E.J. Nyns. 1975. Cyanide-insensitive respiration. An alternative mitochondrial pathway. *Sub-Cell Biochem.* 4:1.
 13. Hopkins, E.F. 1927. Variation in sugar content in potato tubers caused by wounding and its possible relation to respiration. *Bot. Gaz.* 84:75.
 14. James, W.O. 1953. *Plant Respiration*. Oxford: Clarendon Press.
 15. Kidd, F. 1915. The controlling influence of carbon dioxide. III. The retarding effect of carbon dioxide on respiration. *Proc. Roy. Soc. (London)* B89:136.
 16. Kornberg, H.L., and H.A. Krebs. 1957. Synthesis of cell constituents from C₂-units by a modified tricarboxylic acid cycle. *Nature* 179:988.
 17. Lundegårdh, H., and H. Burström. 1933. Untersuchungen über die Salzaufnahme der Pflanzen. III. Quantitative Beziehungen zwischen Atmung und Anionenaufnahme. *Biochem. Z.* 261:235.
 18. Mitchell, P. 1966. Chemiosmotic coupling in oxidative and photosynthetic phosphorylation. *Biol. Rev.* 41:445.
 19. Rich, P.R., and A.L. Moore. 1976. The involvement of the ubiquinone cycle in the respiratory chain of higher plants and its relation to the branchpoint of the alternative pathway. *FEBS Lett.* 65:339.
 20. Solomos, T. 1977. Cyanide-resistant respi-

ration in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:279.

21. Stiles, W. 1960. The composition of the atmosphere (oxygen content of air, water, soil, intercellular spaces, diffusion, carbon dioxide, and oxygen tensions). In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 12:114. Berlin: Springer.
22. Stiles, W., and W. Leach. 1960. *Respiration in Plants*. New York: Wiley.
23. Taylor, D.L. 1942. Influence of oxygen tension on respiration, fermentation, and growth in wheat and rice. *Am. J. Bot.* 29:721.
24. Yemm, E.W. 1935. The respiration of barley plants. II. Carbohydrate concentration and carbon dioxide production in starving leaves. *Proc. Roy. Soc. (London)* B117:504.
25. Yemm, E.W. 1937. The respiration of barley plants. III. Protein catabolism in starving leaves. *Proc. Roy. Soc. (London)* B123:243.

Chapter 17

1. Audus, L.J. 1959. *Plant Growth Substances*. New York: Interscience Publishers.
2. Bayliss, W.M., and E.H. Starling. 1902. The mechanism of pancreatic secretion. *J. Physiol.* 28:325.
3. Beck, W.A. 1941. Production of solutes in growing epidermal cells. *Plant Physiol.* 16:637.
4. Beyer, A. 1928. Beiträge zum Problem der Reizeitung. *Z. Bot.* 20:321.
5. Bonner, D.M., A.J. Haagen-Smit, and F.W. Went. 1939. Leaf growth hormones. I: A bioassay and source for leaf growth factors. *Bot. Gaz.* 101:128.
6. Bonner, J. 1932. The production of growth substances by *Rhizopus solinus*. *Biol. Zbl.* 52:565.
7. Bonner, J. 1933. The action of the plant growth hormone. *J. Gen. Physiol.* 17:63.
8. Boysen-Jensen, P. 1910. Über die Leitung des phototropischen Reizes in Avena-keimpflanzen. *Ber. D. Bot. Ges.* 28:118.

9. Briggs, W.R., G. Morel, T.A. Steeves, I.M. Sussex, and R.H. Wetmore. 1955. Enzymatic auxin inactivation by extracts of the fern, *Osmunda cinnamomea* L. *Plant Physiol.* 30:143.
10. Burkholder, P.A., and E.S. Johnston. 1937. Inactivation of plant growth substance by light. *Smithsonian Inst. Misc. Collections* 95:20.
11. Darwin, C. 1881. *The Power of Movement in Plants*. New York: D. Appleton.
12. Devlin, R.M., and W.T. Jackson. 1961. Effect of p-chlorophenoxyisobutyric acid on rate of elongation of root hairs of *Agrostis alba* L. *Physiol. Plant.* 14:40.
13. Dolk, H.E. 1930. *Geotropie en groeistof*. Dissertation, Utrecht; English transl. by F. Dolk-Hoek and K.V. Thimann, 1936. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 33:509.
14. DuBuy, H.G., and E. Neurenbergk. 1934. Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. II. *Ergeb. Biol.* 10:207.
15. Fitting, H. 1909. Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. *Z. Bot.* 1:1.
16. Funke, H., and H. Söding. 1948. Über das Wuchsstoff-Hemmstoffsystem der Hafercoleoptile und der Kartoffelknolle. *Planta* 36:341.
17. Galston, A.W., J. Bonner, and R.S. Baker. 1953. Flavoprotein and peroxidase as components of the indoleacetic acid oxidase system of peas. *Arch. Biochem. Biophys.* 49:456.
18. Galston, A.W., and L.Y. Dalberg. 1954. The adaptive formation and physiological significance of indoleacetic acid oxidase. *Am. J. Bot.* 41:373.
19. Galston, A.W., and W.S. Hillman. 1961. The degradation of auxin. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 14:647. Berlin: Springer.
20. Goldsmith, M.H. 1966. Movement of indoleacetic acid in coleoptiles of *Avena sativa* L. II. Suspension of polarity by total inhibition of the basipetal transport. *Plant Physiol.* 41:15.
21. Goldsmith, M.H.M. 1967. Movement of pulses of labeled auxin in corn coleoptiles. *Plant Physiol.* 42:258.
22. Gordon, S.A. 1956. The biogenesis of natural auxins. In R.L. Wain and F. Wightman, eds. *The Chemistry and Mode of Action of Plant Growth Substances*. London: Butterworth.
23. Gordon, S.A., and F.S. Nieva. 1949. The biosynthesis of auxin in the vegetative pineapple. I and II. *Arch. Biochem. Biophys.* 20:356.
24. Gregory, F.G., and C.R. Hancock. 1955. The rate of transport of natural auxin in woody shoots. *Ann. Bot. N.S.* 19:451.
25. Gustafson, F.G. 1941. Extraction of growth hormones from plants. *Am. J. Bot.* 28:947.
26. Haagen-Smit, A.J., W.B. Dandliker, S.H. Wittmer, and A.E. Murneek. 1946. Isolation of indoleacetic acid from Immature Corn Kernels. *Am. J. Bot.* 33:118.
27. Haagen-Smit, A.J., and F.W. Went. 1935. A physiological analysis of the growth substance. *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch.* (Amsterdam) 38:852.
28. Haberlandt, G. 1913. Zur Physiologie der Zellteilung. *Sitzber. K. Preuss. Akad. Wiss.* 318.
29. Harrison, A. 1965. Auxanometer experiments on extension growth of *Avena* coleoptiles in different CO₂ concentrations. *Physiol. Plant.* 18:321.
30. Irvine, V.C. 1938. Studies in growth-promoting substances as related to x-radiation and photoperiodism. *Univ. Colo. Studies* 26:69.
31. Jacobs, W.P. 1961. The polar movement of auxin in the shoots of higher plants: its occurrence and physiological significance. In *Plant Growth Regulation*. Intern. Conf. Plant Growth Reg. 4th. Ames: Iowa State University Press.
32. Kögl, F., H. Erxleben, and A. Haagen-Smit. 1934. Über die Isolierung der Auxine "a" und "b" aus pflanzlichen Materialien. IX. Mitteilung. *Z. Physiol. Chem.* 225:215.
33. Kögl, F., and A. Haagen-Smit. 1931. Über die Chemie des Wuchsstoffs. *Proc. Kon.*

- Akad. Nederl. Wetensch. (Amsterdam)* 34:1411.
34. Kögl, F., A. Haagen-Smit, and H. Erxleben. 1934. Über ein neues Auxin (Heteroauxin) aus Harn. XI Mitteilung. *Z. Physiol. Chem.* 228:90.
35. Kögl, F., and D.G.F.R. Kostermans. 1934. Heteroauxin als Stoffwechselprodukt niederer pflanzlicher Organismen. XIII. *Z. Physiol. Chem.* 228:113.
36. Lantican, B.P., and R.M. Muir. 1967. Isolation and properties of the enzyme system forming indoleacetic acid. *Plant Physiol.* 42:1158.
37. Leopold, A.C. 1955. *Auxins and Plant Growth*. Los Angeles: University of California Press.
38. Leopold, A.C., and O.F. Hall. 1966. Mathematical model of polar auxin transport. *Plant Physiol.* 41:1476.
39. Loo, S. 1945. Cultivation of excised stem tips of asparagus *in vitro*. *Am. J. Bot.* 32:13.
40. Lund, E.J. 1947. *Bioelectric Fields and Growth*. Austin: University of Texas Press.
41. Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
42. Moore, T.C., and C.A. Shaner. 1967. Biosynthesis of indoleacetic acid from tryptophan- C^{14} in cell-free extracts of pea shoot tips. *Plant Physiol.* 42:1787.
43. Niedergang-Kamien, E., and A.C. Leopold. 1957. Inhibitors of polar auxin transport. *Physiol. Plant.* 10:29.
44. Paál, A. 1919. Über phototropische Reizleitung. *Jahrb. Wiss. Bot.* 58:406.
45. Phelps, R.H., and L. Sequeira. 1967. Synthesis of indoleacetic acid via tryptamine by a cell-free system from tobacco terminal buds. *Plant Physiol.* 42:1161.
46. Pilet, P.E. 1965. Action of gibberellic acid on auxin transport. *Nature* 208:1344.
47. Pilet, P.E. 1965. Polar transport of radioactivity from C^{14} -labelled β -indolylacetic acid in stems of *Lens culinaris*. *Physiol. Plant.* 18:687.
48. Popp, H.W., and H.R.C. McIlvaine. 1937. Growth substances in relation to the mechanism of the action of radiation on plants. *J. Agr. Res.* 55:931.
49. Rajagopal, R. 1967. Metabolism of indole-3-acetaldehyde. I. Distribution of indoleacetic acid and tryptophol forming activities in plants. *Physiol. Plant.* 20:982.
50. Sachs, J. 1882. Stoff und Form der Pflanzenorgane. *Arb. Bot. Inst. Würzburg* 3:452.
51. Schrank, A.R. 1951. Electrical polarity and auxins. In F. Skoog, ed., *Plant Growth Substances*. Madison: University of Wisconsin Press.
52. Scott, T.K. 1972. Auxins and roots. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:235.
53. Sherwin, J.E. 1970. A tryptophan decarboxylase from cucumber seedlings. *Plant and Cell Physiol.* 11:865.
54. Shoji, K., F.T. Addicott, and W.A. Swets. 1951. Auxin in relation to leaf blade abscission. *Plant Physiol.* 26:189.
55. Skoog, F. 1934. The effect of x-rays on growth substance and plant growth. *Science* 79:256.
56. Skoog, F. 1935. Effect of x-irradiation on auxin and plant growth. *J. Cell Comp. Physiol.* 7:227.
57. Skoog, F., and K.V. Thimann. 1940. Enzymatic liberation of auxin from plant tissues. *Science* 92:64.
58. Tang, Y.W., and J. Bonner. 1947. The enzymatic inactivation of indoleacetic acid. *Arch. Biochem. Biophys.* 13:11.
59. Thimann, K.V. 1934. Studies on the growth hormone of plants. VI. The distribution of the growth substance in plant tissues. *J. Gen. Physiol.* 18:23.
60. Thimann, K.V. 1935. In the plant growth hormone produced by *Rhizopus solani*. *J. Biol. Chem.* 109:279.
61. Thimann, K.V., and F. Skoog. 1934. Inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia faba*. *Proc. Roy. Soc. (London)* B114:317.
62. Truelsen, T.A. 1973. Indole-3-pyruvic acid as an intermediate in the conversion of tryptophan to indole-3-acetic acid. II. Distribution of tryptophan transaminase activity in plants. *Physiol. Plant.* 28:67.

63. Tukey, H.B., F.W. Went, R.M. Muir, and J. van Overbeek. 1954. Nomenclature of chemical plant regulators. *Plant Physiol.* 29:307.
64. van Overbeek, J., E.S. deVasquez, and S.A. Gordon. 1947. Free and bound auxin in the vegetative pineapple plant. *Am. J. Bot.* 34:266.
65. Went, F.W. 1926. On growth-accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa*. *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. (Amsterdam)* 35:723.
66. Went, F.W. 1928. Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 25:1.
67. Went, F.W. 1934. On the pea test method for auxin, the plant growth hormone. *K. Akad. Wetenschap. Amsterdam Proc. Sect. Sci.* 37:547.
68. Went, F.W., and K.V. Thimann. 1937. *Phytohormones*. New York: Macmillan.
69. Wildman, S.G., M.G. Ferri, and J. Bonner. 1947. The enzymatic conversion of tryptophan to auxin by spinach leaves. *Arch. Biochem. Biophys.* 13:131.
70. Wildman, S.G., and R.M. Muir. 1949. Observation on the mechanism of auxin formation in plant tissues. *Plant Physiol.* 24:84.
71. Witham, F.H., and A.C. Gentile. 1961. Some characteristics and inhibitors of indole acetic acid oxidase from cultures of crown-gall. *Exp. J. Bot.* 12:188.
72. Zimmerman, P.W., and A.E. Hitchcock. 1942. Substituted phenoxy and benzoic acid growth substances and the relation of structure to physiological activity. *Contr. Boyce Thompson Inst.* 12:321.
73. Zimmerman, P.W., and A.E. Hitchcock, and F. Wilcoxson. 1936. Several esters as plant hormones. *Contr. Boyce Thompson Inst.* 8:105.
- celeration and retardation of abscission by indole-acetic acid. *Science* 114:688.
3. Addicott, F.T., and R.S. Lynch. 1955. Physiology of abscission. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 6:211.
4. Audus, L.J. 1972. *Plant Growth Substances*, vol. 1. *Chemistry and Physiology*. London: Leonard Hill Books.
5. Beck, W.A. 1941. Production of solutes in growing epidermal cells. *Plant Physiol.* 16:637.
6. Beyer, E.M. 1973. Abscission: support for a role of ethylene modification of auxin transport. *Physiol. Plant.* 52:1.
7. Bonner, J. 1933. The action of the plant growth hormone. *J. Gen. Physiol.* 17:63.
8. Bonner, J. 1934. The relation of hydrogen ions to the growth rate of the *Avena* coleoptile. *Protoplasma* 21:406.
9. Briggs, W.R. 1964. *Phototropism in higher plants*. In A.C. Giese, ed., *Photophysiology I*. New York: Academic Press.
10. Champagnat, P. 1955. Les corrélations entre feuilles et bourgeons de la pousse herbacée du lilas. *Rev. Gen. Bot.* 62:325.
11. Chatterjee, S.K. and A.C. Leopold. 1963. Auxin structure and abscission activity. *Plant Physiol.* 38:268.
12. Chatterjee, S.K. and A.C. Leopold. 1965. Changes in abscission processes with aging. *Plant Physiol.* 40:96.
13. Cholodny, N. 1926. Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. *Jahrb. Wiss. Bot.* 65:447.
14. Cholodny, N. 1931. Zur Physiologie des pflanzlichen Wuchshormons. *Planta* 14:207.
15. Cleland, R.E., and H. Burström. 1961. Theories of the auxin action on cellular elongation. A summary. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedias of Plant Physiology* 14:807. Berlin: Springer.
16. Coartney, J.S., D.J. Morré, and J.L. Key. 1967. Inhibition of RNA synthesis and auxin-induced cell wall extensibility and growth by actinomycin D. *Plant Physiol.* 42:434.
17. De Hertogh, A.A., D.C. McCune, J. Brown, and D. Antoine. 1965. The effect of antago-

Chapter 18

1. Ables, F.B. 1967. Mechanism of action of abscission accelerators. *Physiol. Plant.* 20:442.
2. Addicott, F.T., and R.S. Lynch. 1951. Ac-

- nists of RNA and protein biosynthesis on IAA and 2,4-D induced growth of green pea stem sections. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 23:23.
18. Devlin, R.M. 1964. Effects of parachlorophenoxyisobutyric acid on abscission of debladed petioles of *Phaseolus vulgaris*. *N. Dakota Acad. Sci. Proc.* 18:75.
19. Devlin, R.M., and M.A. Hayat. 1966. Effects of indole-3-acetic acid and parachlorophenoxyisobutyric acid on abscission in petioles of debladed leaves of *Phaseolus vulgaris*. *Am. J. Bot.* 53:115.
20. Devlin, R.M., and W.T. Jackson. 1961. Effect of p-chlorophenoxyisobutyric acid on rate of elongation of root hairs of *Agrostis alba* L. *Physiol. Plant.* 14:40.
21. DuBuy, H.G., and E. Neurenbergh. 1934. Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. II. *Ergeb. Biol.* 10:207.
22. Evans, M.L., and F.M. Ray. 1969. Timing of the auxin response in coleoptiles and its implications regarding auxin action. *J. Gen. Physiol.* 53:1.
23. Fan, D.F., and G.A. MacLachlan. 1967. Massive synthesis of ribonucleic acid and cellulose in the pea epicotyl in response to indoleacetic acid, with and without concurrent cell division. *Plant Physiol.* 42:1114.
24. Fitting, H. 1909. Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. *Z. Bot.* 1:1.
25. French, R.C., and H. Beevers. 1953. Respiratory and growth responses induced by growth regulators and allied compounds. *Ann. J. Bot.* 40:660.
26. Galston, A.W. 1949. Indoleacetic-nicotinic acid interactions in the etiolated pea plant. *Plant Physiol.* 24:557.
27. Gordon, C.J. 1961. Morphogenetic effects of synthetic auxins. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 14:817. Berlin: Springer.
28. Gregory, F.G., and J.A. Veale. 1957. A reassessment of the problem of apical dominance. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 11:1.
29. Gustafson, F.G. 1936. Inducement of fruit development by growth-promoting chemicals. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 22:628.
30. Gustafson, F.G. 1939. The cause of natural parthenocarp. *Am. J. Bot.* 26:135.
31. Haberlandt, G. 1913. Zur Physiologie der Zellteilung. *Sitzber. K. Preuss. Akad. Wiss.* 318.
32. Hardin, J.W., J.H. Cherry, D.J. Morré, and C.A. Lembi. 1972. Enhancement of RNA polymerase activity by a factor released by auxin from plasma membrane. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 69:3146.
33. Harrison, A. 1965. Auxanometer experiments on extension growth of *Avena coleoptiles* in different CO₂ concentrations. *Physiol. Plant.* 18:321.
34. Hendry, L.B., F.H. Witham, and O.L. Chapman. 1977. Gene regulation: the involvement of stereochemical recognition in DNA-small molecule interactions. *Perspect. Biol. Med.* 21:120.
35. Iversen, T., and P. Larsen. 1973. Movement of amyloplasts in the statocytes of geotropically stimulated roots. The pre-inversion effect. *Physiol. Plant.* 28:172.
36. Jackson, W.T. 1960. Effect of indoleacetic acid on rate of elongation of root hairs on *Agrostis alba* L. *Physiol. Plant.* 13:36.
37. Juniper, B.E., and A. French. 1970. The fine structure of the cells that perceive gravity in the root tip of maize. *Planta* 95:314.
38. Juniper, B.E., S. Groves, B. Landau-Schar and L.J. Audus. 1966. Root cap and the perception of gravity. *Nature* 209:93.
39. Key, J.L., and J.C. Shannon. 1964. Enhancement by auxin of ribonucleic acid synthesis in excised soybean hypocotyl tissue. *Plant Physiol.* 39:360.
40. Laibach, F. 1933. Wuchsstoffversuche mit lebenden Orchideen pollinien. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 51:336.
41. Larsen, P. 1961. The physical phase of gravitational stimulation. In *Recent Advances in Botany*. Toronto: University of Toronto Press.
42. Larsen, P. 1965. Geotropic responses in roots as influenced by their orientation be-

- fore and after stimulation. *Physiol. Plant.* 18:747.
43. Larsen, P. 1969. The optimum angle of geotropic stimulation and its relation to the starch statolith hypothesis. *Physiol. Plant.* 22:469.
 44. LaRue, C.D. 1936. The effect of auxin on the abscission of petioles. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 22:254.
 45. Lund, H.A. 1956. Growth hormones in the styles and ovaries of tobacco responsible for fruit development. *Am. J. Bot.* 43:562.
 46. Massart, J. 1902. Sur la pollination sans fécondation. *Bull. Jard. Bot. Brux.* 1:89.
 47. Masuda, Y., E. Tanimoto, and S. Wada. 1967. Auxin-stimulated RNA synthesis in oat coleoptile cells. *Physiol. Plant.* 20:713.
 48. Muir, R.M. 1942. Growth hormones as related to the setting and development of fruit in *Nicotiana tabacum*. *Am. J. Bot.* 29:716.
 49. Muir, R.M. 1947. The relationship of growth hormones and fruit development. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 33:303.
 50. Naqvi, S.M., R.R. Dedolph, and S.A. Gordon. 1965. Auxin transport and geoelectric potential in corn coleoptile sections. *Plant Physiol.* 40:966.
 51. Nooden, L. 1968. Studies on the role of RNA synthesis in auxin induction of cell enlargement. *Plant Physiol.* 43:140.
 52. Rosetter, F.N., and W.P. Jacobs. 1953. Studies on abscission—the stimulating role of nearby leaves. *Am. J. Bot.* 40:276.
 53. Rayle, D.L., and R. Cleland. 1970. Enhancement of wall loosening and elongation by acid solutions. *Plant Physiol.* 46:250.
 54. Rayle, D.L., and R. Cleland. 1977. Control of plant cell enlargement by hydrogen ions. In A.A. Moscona and A. Morroy, eds., *Current Topics Developmental Biology*, vol. II. *Pattern Development*. New York: Academic Press.
 55. Rubinstein, B., and A.C. Leopold. 1963. Analysis of the auxin control of bean leaf abscission. *Plant Physiol.* 38:262.
 56. Sacher, J.A. 1967. Senescence: action of auxin and kinetin in control of RNA and protein synthesis in subcellular fractions of bean endocarp. *Plant Physiol.* 42:1334.
 57. Sacher, J.A. 1967. Control of synthesis of RNA and protein in subcellular fractions of *Rhoeo discolor* leaf sections by auxin and kinetin during senescence. *Exp. Geront.* 2:261.
 58. Scott, T.K. 1972. Auxins and roots. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:235.
 59. Scott, F.M., M.R. Schroeder, and F.M. Turrell. 1948. Development of abscission in the leaf of Valencia orange. *Bot. Gaz.* 109:381.
 60. Shimoda, C., Y. Masuda, and N. Yanagishima. 1967. Nucleic acid metabolism involved in auxin-induced elongation of yeast cells. *Physiol. Plant.* 20:299.
 61. Shoji, K., F.T. Addicott, and W.A. Swets. 1951. Auxin in relation to leaf blade abscission. *Plant Physiol.* 26:189.
 62. Skoog, F., and K.V. Thimann. 1934. Further experiments on the inhibition of the development of lateral buds by growth hormone. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 20:480.
 63. Sonneborn, T.M. 1964. The differentiation of cells. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 51:915.
 64. Thimann, K.V. 1937. On the nature of inhibitions caused by auxin. *Am. J. Bot.* 24:407.
 65. Thimann, K.V. 1956. Studies on the growth and inhibition of isolated plant parts. V. The effects of cobalt and other metals. *Am. J. Bot.* 43:241.
 66. Went, F.W., and K.V. Thimann. 1937. *Phytohormones*. New York: Macmillan.
 67. Wilkins, M.B., and S. Shaw. 1967. Geotropic response of coleoptiles under anaerobic conditions. *Plant Physiol.* 42:1111.
 68. Witham, F.H., L.B. Hendry, and O.L. Chapman. 1978. Chirality and stereochemical recognition in DNA-phytohormone interactions: a model approach. *Origins of Life* 9:7.
 69. Yasuda, S. 1934. The second report on the behaviour of the pollen tubes in the production of seedless fruits caused by interspecific pollination. *Jap. J. Genet.* 9:118.
 70. Zimmerman, B.K., and W.R. Briggs. 1963.

Phototropic dosage-response curves for oat coleoptiles. *Plant Physiol.* 38:248.

71. Zimmerman, P.W., and F. Wilcoxon. 1935. Several chemical growth substances which cause initiation of roots and other responses in plants. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 7:209.

Chapter 19

1. Audus, L.J. 1959. *Plant Growth Substances*. New York: Interscience Publishers.
2. Bennett, P.A., and M.J. Chrispeels. 1972. De novo synthesis of ribonuclease and β -1,3-glucanase by aleurone cells of barley. *Plant Physiol.* 49:445.
3. Birch, A.J., R.W. Richards, and H. Smith. 1958. The biosynthesis of gibberellic acid. *Proc. Chem. Soc.* 192.
4. Brian, P.W., and H.G. Hemming. 1955. The effect of gibberellic acid on shoot growth of pea seedlings. *Physiol. Plant.* 8:669.
5. Brian, P.W., G.W. Elson, H.G. Hemming, and M. Radley. 1954. The plant growth-promoting properties of gibberellic acid, a metabolic product of the fungus *Gibberella fujikuroi*. *J. Sci. Food Agr.* 5:602.
6. Briggs, D.E. 1964. Origin and distribution of α -amylase in malt. *J. Inst. Brewing* 70:14.
7. Brown, G.N., and C.Y. Sun. 1973. Effects of abscisic acid on senescence, permeability and ribosomal patterns in mimosa hypocotyl callus tissue. *Physiol. Plant.* 28:412.
8. Chrispeels, M.J., and J.E. Varner. 1966. Inhibition of gibberellic acid-induced formation of α -amylase by abscisic acid. *Nature* 212:1066.
9. Chrispeels, M.J., and J.E. Varner. 1967. Gibberellic acid-enhanced synthesis and release of α -amylase and ribonuclease by isolated barley aleurone layers. *Plant Physiol.* 42:398.
10. Chrispeels, M.J., and J.E. Varner. 1967. Hormonal control of enzyme synthesis: on the mode of action of gibberellic acid and abscisic acid in aleurone layers of barley. *Plant Physiol.* 42:1008.
11. Cleland, R., and N. McCombs. 1964. Gibberellic acid: action in barley endosperm does not require endogenous auxin. *Science* 150:497.
12. Crane, J.C., P.E. Primer, and R.C. Campbell. 1960. Gibberellin-induced parthenocarp in *Prunus*. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 75:129.
13. Davison, R.M. 1960. Fruit-setting of apples using gibberellic acid. *Nature* 188:681.
14. Dennis, D.T., C.D. Upper, and C.A. West. 1965. An enzymic site of inhibition of gibberellin biosynthesis by AMO-1618 and other plant growth retardants. *Plant Physiol.* 40:948.
15. Dennis, D.T., and C.A. West. 1967. Biosynthesis of gibberellins. III. The conversion of (-)-kaurene to (-)-kauren-19-olc acid in endosperm of *Echinocystis macrocarpa* Greene. *J. Biol. Chem.* 242:3293.
16. Devlin, R.M., and I.E. Demoranville. 1967. Influence of gibberellic acid and gibrel on fruit set and yield in *Vaccinium macrocarpon* cv. Early Black. *Physiol. Plant.* 20:587.
17. Ewins, W.H., and J.E. Varner. 1972. Hormonal control of polyribosome formation in barley aleurone layers. *Plant Physiol.* 49:348.
18. Fosket, D.E., and K.C. Short. 1973. The role of cytokinin in the regulation of growth, DNA synthesis and cell proliferation in cultured soybean tissue (*Glycine max* var. Bi-loxi). *Physiol. Plant.* 28:14.
19. Fries, N. 1960. The effect of adenine and kinetin on growth and differentiation of *Lupinus*. *Physiol. Plant.* 13:468.
20. Galston, A.W., and D.C. McCune. 1961. An analysis of gibberellin-auxin interaction and its possible metabolic basis. In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.
21. Galston, A.W., and W.K. Purves. 1960. The mechanism of action of auxin. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:239.
22. Harada, H., and J.P. Nitsch. 1959. Changes in endogenous growth substances during flower development. *Plant Physiol.* 34:409.
23. Harder, R., and R. Bünsow. 1956. Einfluss des Gibberellins auf die Blütenbildung bei

- Kalanchoe blossfeldiana. *Naturwissenschaften* 43:544.
24. Hedden, P., J. MacMillan, and B.O. Phinney. 1978. The metabolism of the gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29:149.
25. Hendry, L.B., F.H. Witham, and O.L. Chapman. 1977. Gene regulation: the involvement of stereochemical recognition in DNA-small molecule interactions. *Perspec. Biol. Med.* 21:120.
26. Hillman, W.S., and W.H. Purves. 1961. Does gibberellin act through an auxin-mediated mechanism? In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.
27. Hyde, B.B., and L.G. Paleg. 1963. Ultrastructural changes in cells of isolated barley aleurone incubated with and without gibberellic acid. *Am. J. Bot.* 50:615.
28. Jacobson, J.V. 1977. Regulation of ribonucleic acid metabolism by plant hormones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:537.
29. Jacobsen, J.V., and J.B. Varner. 1967. Gibberellic acid-induced synthesis of protease by isolated aleurone layers of barley. *Plant Physiol.* 42:1596.
30. Kato, J. 1953. Studies on the physiological effect of gibberellin. I. On the differential activity between gibberellin and auxin. *Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto B* 29:189.
31. Kato, J. 1958. Studies on the physiological effect of gibberellin. II. On the interaction of gibberellin with auxins and growth inhibitors. *Physiol. Plant.* 11:10.
32. Kato, J. 1961. Physiological action of gibberellin with special reference to auxin. In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.
33. Kende, H., and A. Lang. 1964. Gibberellin and light inhibition of stem growth in peas. *Plant Physiol.* 39:433.
34. Kende, H., H. Nurnemann, and A. Lang. 1963. Inhibition of gibberellic acid biosynthesis by AMO-1618 and CCC in *Fusarium moniliforme*. *Naturwissenschaften* 50:559.
35. Kessler, B. 1973. Hormonal and environmental modulation of gene expression in plant development. In J.K. Pollack and J.W. Lee, eds., *The Biochemistry of Gene Expression in Higher Organisms*. Sydney: Australia and New Zealand Book Company.
36. Kessler, B., and I. Snir. 1969. Interaction *in vitro* between gibberellin and DNA. *Biochim. Biophys. Acta.* 195:207.
37. Kohler, D., and A. Lang. 1963. Evidence for substances in higher plants interfering with response of dwarf peas to gibberellin. *Plant Physiol.* 38:555.
38. Kuraishi, S., and R.M. Muir. 1964. The relationship of gibberellin and auxin in plant growth. *Plant Cell Physiol.* 5:61.
39. Kuraishi, S., and R.M. Muir. 1964. The mechanism of gibberellic action in the dwarf pea. *Plant Cell Physiol.* 5:259.
40. Kurosawa, E. 1926. Experimental studies on the secretion of *Fusarium heterosporum* on rice plants. *Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa* 16:213.
41. Lang, A. 1957. The effect of gibberellin upon flower formation. *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.* 43:709.
42. Lang, A. 1970. Gibberellins: structure and metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21:537.
43. Lang, A., and E. Reinhard. 1961. Gibberellins and flower formation. *Adv. Chem.* 28:71.
44. Lockhart, J.A. 1961. The hormonal mechanism of growth inhibition by visible radiation. In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.
45. Lockhart, J.A. 1962. Kinetic studies of certain anti-gibberellins. *Plant Physiol.* 37:759.
46. Lockhart, J.A. 1964. Physiological studies on light-sensitive stem growth. *Planta* 62:97.
47. Luckwill, L.C. 1959. Fruit growth in relation to internal and external chemical stimuli. In D. Rudnick, ed., *Cell, Organism and Milieu, 17th Growth Symposium*. New York: Ronald Press.
48. MacLeod, A.M., and A.S. Millar. 1962. Effect of gibberellic acid on barley endosperm. *J. Inst. Brewing* 68:322.
49. Milborrow, B.V. 1974. Biosynthesis of abscisic acid by a cell-free system. *Phytochemistry* 13:131.

50. Mohr, H. 1962. Primary effects of light on growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13:465.
51. Mohr, H., and V. Appuhn. 1961. Zur Wechselwirkung von Licht und Gibberellinsäure. *Naturwissenschaften* 48:483.
52. Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
53. Nitsch, J.P. 1959. Changes in endogenous growth-regulating substances during flower initiation. *Fourth International Congress of Biochemistry*. London: Pergamon Press.
54. Ockerse, R., and A.W. Galston. 1967. Gibberellin-auxin interaction in pea stem elongation. *Plant Physiol.* 42:47.
55. Paleg, L.G. 1960. Physiological effects of gibberellic acid: I. On carbohydrate metabolism and amylase activity of barley endosperm. *Plant Physiol.* 35:293.
56. Paleg, L.G. 1960. Physiological effects of gibberellic acid: II. On starch hydrolyzing enzymes of barley endosperm. *Plant Physiol.* 35:902.
57. Paleg, L. 1964. Cellular localization of the gibberellin-induced response of barley endosperm. In J.P. Nitsch, ed., *Régulateurs naturels de la croissance végétale*. Paris: C.N.R.S.
58. Paleg, L.G. 1965. Physiological effects of gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16:291.
59. Phinney, B.O., and C.A. West. 1961. Gibberellins and plant growth. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 14:1185. Berlin: Springer.
60. Purves, W.K., and W.S. Hillman. 1958. Response of pea stem sections to indoleacetic acid, gibberellic acid, and sucrose as affected by length and distance from apex. *Physiol. Plant.* 11:29.
61. Rebeiz, C.A., and J.C. Crane. 1961. Growth regulator-induced parthenocarpy in the Bing cherry. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 78:69.
62. Sachs, R.M., and A.M. Kofranek. 1963. Comparative cytohistological studies on inhibition and promotion of stem growth in *Chrysanthemum morifolium*. *Am. J. Bot.* 50:772.
63. Sawada, K. 1912. Disease of agricultural products in Japan. *Formosan Agr. Rev.* 36:10.
64. Sawada, K., and E. Kurosawa. 1924. On the prevention of the bakanae disease of rice. *Exp. Sta. Bull. Formosa* 21:1.
65. Shechter, I., and C.A. West. 1969. Biosynthesis of gibberellins. IV. Biosynthesis of cyclic diterpenes from *trans*-geranylgeranyl pyrophosphate. *J. Biol. Chem.* 244:3200.
66. Sironval, C. 1961. Gibberellins, cell division, and plant flowering. In M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.
67. Skoog, F., F.M. Strong, and C.O. Miller. 1965. Cytokinins. *Science* 148:532.
68. Snir, I., and B. Kessler. 1975. Influence of ethidium bromide on the gibberellin-induced elongation of cucumber seedlings. *Physiol. Plant.* 35:191.
69. Stodola, F.H., K.B. Roper, D.I. Fennell, H.F. Conway, V.E. Johns, C.T. Langford, and R.W. Jackson. 1955. The microbial production of gibberellins A and X. *Arch. Biochem. Biophys.* 54:240.
70. Stuart, N.W., and H.M. Cathey. 1961. Applied aspects of the gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12:369.
71. Valdovinos, J.G., and L.C. Ernest. 1967. Effect of gibberellic acid and cycocel on tryptophan metabolism and auxin destruction in the sunflower seedling. *Physiol. Plant.* 20:682.
72. Varner, J.E., and D.T. Ho. 1976. Hormones. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
73. Varner, J.E., and G. Ram Chandra, and M.J. Chrispeels. 1965. Gibberellic acid-controlled synthesis of α -amylase in barley endosperm. *J. Cell Comp. Physiol.* 66(Suppl. 1):55.
74. West, C.A. 1973. Biosynthesis of gibberellins. In B.V. Milborrow, ed., *Biosynthesis and Its Control in Plants*. London: Academic Press.
75. Witham, F.H., and A.C. Gentile. 1961. Some characteristics and inhibitors of in-

- doleacetic acid oxidase from tissue cultures of crown-gall. *J. Exp. Bot.* 12:188.
76. Witham, F.H., L.B. Hendry, and O.L. Chapman. 1978. Chirality and stereochemical recognition in DNA-phytohormone interactions: a model approach. *Origins of Life* 9:7.
 77. Wittwer, S.H., and M.J. Bukovac. 1962. Exogenous plant growth substances affecting floral initiation and fruit set. *Proc. Plant Sci. Symp. Cambell Soup Company*, 65.
 78. Yabuta, T. 1935. Biochemistry of the "bakanae" fungus of rice. *Agr. Hort. (Tokyo)* 10:17.
 79. Yabuta, T., and T. Hayashi. 1939. Biochemical studies on "bakanae" fungus of the rice. II. Isolation of "gibberellin," the active principle which makes the rice seedlings grow slenderly. *J. Agr. Chem. Soc. (Japan)* 15:257.
- ## Chapter 20
1. Adamson, D. 1962. Expansion and division in auxin-treated plant cells. *Can. J. Bot.* 40:719.
 2. Aldwinkle, H.S., and I.W. Selman. 1967. Some effects of supplying benzyladenine to leaves and plants inoculated with viruses. *Ann. of Appl. Biol.* 60:49.
 3. Armstrong, D.J., W.J. Burrows, R. Skoog, K.L. Roy, and D. Söll. 1969. Cytokinins: distribution in t-RNA species of *Escherichia coli*. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 63:834.
 4. Arora, N., F. Skoog, and O.N. Allen. 1959. Kinetin-induced pseudonodules on tobacco roots. *Am. J. Bot.* 46:610.
 5. Banerji, D., and M.M. Laloraya. 1968. Biochemical changes accompanying kinetin-induced expansion of isolated *Cucurbita pepo* cotyledons. In S.M. Sircar, ed. *International Symposium on Plant Growth Substances*. Calcutta: University Press.
 6. Bartz, J., D. Söll, W.J. Burrows, and F. Skoog. 1970. Identification of the cytokinin-active ribonucleosides in pure *Escherichia coli* t-RNA species. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 67(3):1448.
 7. Bewil, I.S., and F.H. Witham. 1976. Characterization of the kinetin-induced water uptake by detached radish cotyledons. *Bot. Gaz.* 137:58.
 8. Bonner, J., and J. English. 1938. A chemical and physiological study of traumatin, a plant wound hormone. *Plant Physiol.* 13:331.
 9. Bonnett, H.T., and J.G. Torrey. 1965. Chemical control of organ formation in root segments of *Convolvulus* culture *in vitro*. *Plant Physiol.* 40:1228.
 10. Bui-Dang-Ha, D., and J.P. Nitsch. 1970. Isolation of zeatin riboside from the chickory root. *Planta (Berlin)* 85:119.
 11. Burg, S.P., and E.A. Burg. 1966. The interaction between auxin and ethylene and its role in plant growth. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 55:262.
 12. Burg, S.P., and E.A. Burg. 1969. Auxin-stimulated ethylene formation: its relationship to auxin-inhibited growth, root geotropism, and other plant processes. In F. Wightman and G. Setterfield, eds., *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances*. Ottawa: Runge Press.
 13. Burg, S.P., and C.D. Clagett. 1967. Conversion of methionine to ethylene in vegetative tissue and fruits. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 127:125.
 14. Burrows, W.J., D.J. Armstrong, M. Kaminek, F. Skoog, R.M. Bock, S.M. Hecht, L.G. Dammann, N.J. Leonard, and J. Occolowitz. 1970. Isolation and identification of four cytokinins from wheat germ transfer ribonucleic acid. *Biochemistry* 9:1867.
 15. Caplin, S.M., and F.C. Steward. 1952. Investigations on the growth and metabolism of plant cells. II. *Ann. Bot. (London)* 16:219.
 16. Chadwick, A.V., and S.P. Burg. 1970. Regulation of root growth by auxin-ethylene interaction. *Plant Physiol.* 45:192.
 17. Chaltutz, E. 1973. Ethylene-induced pheny-

- alanine ammonia-lyase activity in carrot roots. *Plant Physiol.* 51:1033.
18. Chibnall, A.C. 1954. Protein metabolism in rooted runner-bean leaves. *New Phytol.* 53:31.
19. Conforth, J.W., B.V. Milburrow, G. Ryback, and P.F. Wareing. 1965. Identity of sycamore "dormin" with abscisin II. *Nature (London)* 205:1269.
20. Das, N.K., K. Patau, and F. Skoog. 1956. Initiation of mitosis and cell division by kinetin and indoleacetic acid in excised tobacco pith tissue. *Physiol. Plant.* 9:640.
21. Dure, L.S. 1975. Seed formation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:259.
22. Eagles, C.F., and P.F. Wareing. 1963. Experimental induction of dormancy in *Betula pubescens*. *Nature (London)* 199:874.
23. Esahi, Y., and A.C. Leopold. 1969. Cotyledon expansion as a bioassay for cytokinins. *Plant Physiol.* 44:618.
24. Fittler, F., and R.H. Hall. 1966. Selective modification of yeast seryl-t-RNA and its effect on the acceptance and binding functions. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 25:441.
25. Frenkel, C., I. Klein, and D.R. Dille. 1968. Protein synthesis in relation to ripening of pome fruits. *Plant Physiol.* 43:1146.
26. Fries, N. 1960. The effect of adenine and kinetin on growth and differentiation of *Lupinus*. *Physiol. Plant.* 13:468.
27. Geffer, M.L., and R.L. Russell. 1969. Role of modifications in tyrosine t-RNA: a modified base affecting ribosome binding. *J. Mol. Biol.* 39:145.
28. Gibbons, G.S.B., and M.B. Wilkins. 1970. Growth inhibitor production by root caps in relation to geotropic responses. *Nature* 226:558.
29. Glasziou, K.T. 1957. Respiration and levels of phosphate esters during kinetin-induced cell division in tobacco pith sections. *Nature* 179:1083.
30. Glinka, Z. 1973. Absciscic acid effect on root exudation related to increased permeability to water. *Plant Physiol.* 51:217.
31. Gupta, G., R.P. Geeta, and S.C. Maheshwari. 1970. Cytokinins in seeds of pumpkin. *Plant Physiol.* 45:14.
32. Haberlandt, G. 1913. Zur Physiologie der Zellteilung. *Sitzber. K. Preuss. Akad. Wiss.* 318.
33. Hall, R.H., L. Csonka, H. David, and B. McLennan. 1967. Cytokinins in the soluble RNA of plant tissues. *Science* 156:69.
34. Hall, R.H., and R.S. deRopp. 1955. Formation of 6-furfurylaminopurine from DNA breakdown products. *J. Am. Chem. Soc.* 77:6400.
35. Hall, R.H., M.J. Robbins, L. Stasiuk, and R. Thedford. 1966. Isolation of N⁶- γ -dimethylallyl adenosine from soluble ribonucleic acid. *J. Am. Chem. Soc.* 88:2614.
36. Hecht, S.M., N.J. Leonard, W.J. Burrows, D.J. Armstrong, F. Skoog, and J. Occolowitz. 1969. Cytokinin of wheat germ transfer RNA: 6-(4-hydroxy-3-methyl-2-butenylamino)-2-methylthio-9-B-D-ribofuranosyl purine. *Science* 166:1272.
37. Helgeson, J.P. 1968. The cytokinins. *Science* 161:974.
38. Helgeson, J.P., and N.J. Leonard. 1966. Cytokinins: identification of compounds isolated from *Corynebacterium fascians*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.* 56:60.
39. Hendry, L.B., F.H. Witham, and O.L. Chapman. 1977. Gene regulation: the involvement of stereochemical recognition in DNA-small molecule interactions. *Perspect. Biol. Med.* 21:120.
40. Huff, A.K., and C.W. Ross. 1975. Promotion of radish cotyledon enlargement and reducing sugar content by zeatin and red light. *Plant Physiol.* 56:429.
41. Hulme, A.C., M.J.C. Rhodes, T. Galliard, and L.S.C. Woollorton. 1968. Metabolic changes in excised fruit tissue. IV. Changes occurring in discs of apple peel during the development of the respiration climacteric. *Plant Physiol.* 43:1154.
42. Jablonski, J.R., and F. Skoog. 1954. Cell enlargement and cell division in excised tobacco pith tissue. *Physiol. Plant.* 7:16.
43. Jacobsen, J.V. 1977. Regulation of ribonu-

- cleic acid metabolism by plant hormones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:537.
44. Kidd, F., and C. West. 1930. Physiology of fruit. I. Changes in the respiratory activity of apples during their senescence at different temperatures. *Proc. Roy. Soc. (London)* B106:93.
 45. Király, Z., and J. Szirmai. 1964. The influence of kinetin on tobacco mosaic virus production in *Nicotiana glutinosa* leaf discs. *Virology* 23:286.
 46. Klämbt, D., G. Thies, and F. Skoog. 1966. Isolation of cytokinins from *Corynebacterium fascians*. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 56:52.
 47. Koshimizu, K., T. Kusaki, T. Mitsui, and S. Matsubara. 1967. Isolation of a cytokinin, (-)-dihydrozeatin, from immature seeds of *Lupinus luteus*. *Tetrachadron Letters* 14:1317.
 48. Krasnuk, M., F.H. Witham, and J.R. Tegley. 1971. Cytokinins extracted from pinto bean fruit. *Plant Physiol.* 48:320.
 49. Letham, D.S. 1960. The separation of plant cells with ethylenediamine-tetracetic acid. *Exp. Cell Res.* 21:353.
 50. Letham, D.S. 1963. Zeatin, a factor inducing cell division isolated from *Zea mays*. *Life Sci.* 2:569.
 51. Letham, D.S. 1966. Isolation and probable identity of a third cytokinin in sweet corn extracts. *Life Sci.* 5:1999.
 52. Letham, D.S. 1966. Purification and probable identity of a new cytokinin in sweet corn extracts. *Life Sci.* 5:551.
 53. Letham, D.S. 1967. Chemistry and physiology of kinetin-like compounds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 18:349.
 54. Letham, D.S. 1971. Regulators of cell division in plant tissues. XII. A cytokinins bioassay using excised radish cotyledons. *Physiol. Plant.* 25:391.
 55. Letham, D.S., and C.O. Miller. 1965. Identity of kinetin-like factors from *Zea mays*. *Plant Cell Physiol.* 6:355.
 56. Lieberman, M., L.W. Mapson, A.T. Kupnisl, and D.A. Wardale. 1966. Stimulation of ethylene production in apple tissue slices by methionine. *Plant Physiol.* 41:376.
 57. Liu, W.C., and H.R. Carns. 1961. Isolation of abscisic acid, an abscission accelerating substance. *Science* 134:384.
 58. Lyons, J.M., and H.K. Pratt. 1964. An effect of ethylene on swelling of isolated mitochondria. *Arch. Biochem. Biophys.* 104:318.
 59. McGilvery, R.W. 1979. Biochemistry: a functional approach. Philadelphia: Saunders.
 60. McLane, S.R., and A.E. Murneek. 1952. The Detection of Synganin, an Indigenous Plant Hormone by Culture of Immature Corn Embryos. *Bull. 496. Agr. Exp. Sta., University of Missouri.*
 61. Mansfield, T.A. 1976. Delay in the response of stomata to abscisic acid in CO₂-free air. *J. Exp. Bot.* 27:559.
 62. Mansfield, T.A., A.R. Wellburn, and T.J.S. Moreira. 1978. The role of abscisic acid and farnesol in the alleviation of water stress. *Philos. Trans. Roy. Soc. (London)* B284:471.
 63. Matsubara, S., D.J. Armstrong, and F. Skoog. 1968. Cytokinins from t-RNA of *Corynebacterium fascians*. *Plant Physiol.* 43:451.
 64. Matsubara, S., and K. Koshimizu. 1966. Factors with cytokinin activity in young *Lupinus luteus* seeds and their partial purification. *Bot. Mag. (Tokyo)* 79:389.
 65. Mayak, S., and A.H. Halevy. 1972. Interrelationships of ethylene and abscisic acid in the control of rose petal senescence. *Plant Physiol.* 50:341.
 66. Milborrow, B.V. 1974. Biosynthesis of abscisic acid by a cell-free system. *Phytochemistry* 13:131.
 67. Milborrow, B.V. 1974. The chemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:259.
 68. Milborrow, B.V. 1978. The stability of conjugated abscisic acid during wilting. *J. Exp. Bot.* 209:1059.
 69. Milborrow, B.V. 1979. Antitranspirants and regulation of abscisic acid content. *Australian J. Plant Physiol.* 6:249.
 70. Miller, C.O. 1956. Similarity of some kinetin and red light effects. *Plant Physiol.* 31:318.

71. Miller, C.O. 1960. An assay for kinetin-like materials. *Plant Physiol.* (Suppl.) 35:xxvi.
72. Miller, C.O. 1961. A kinetin-like compound in maize. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.* 47:170.
73. Miller, C.O. 1965. Evidence for the natural occurrence of zeatin and derivatives: compounds from maize which promote cell division. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.* 54:1052.
74. Miller, C.O. 1967. Zeatin and zeatin riboside from a mycorrhizal fungus. *Science* 157:1055.
75. Miller, C.O. 1980. Cytokinin inhibition of respiration in mitochondria from six plant species. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.* 77:4731.
76. Miller, C.O., F. Skoog, F.S. Okumura, M.H. von Slatka, and F.M. Strong. 1956. Isolation, structure and synthesis of kinetin, a substance promoting cell division. *J. Am. Chem. Soc.* 78:1375.
77. Miller, C.O., F. Skoog, M.H. von Slatka, and F.M. Strong. 1955. Kinetin: a cell division factor from deoxyribonucleic acid. *J. Am. Chem. Soc.* 77:1342.
78. Miller, C.O., and F.H. Witham. 1964. A kinetin-like factor from maize and other sources. *Colloq. Centre Natl. Res. Sci. (Paris)* 123:I-VI.
79. Miura, G.A., and C.O. Miller. 1969. Cytokinins from a variant strain of cultured soybean cells. *Plant Physiol.* 44:1035.
80. Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
81. Mothes, K. 1960. Über das Altern der Blätter und die Möglichkeit ihrer Wiederverjüngung. *Naturwissenschaften* 47:337-351. In Y. Oota. 1964. RNA in developing plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15:17.
82. Mothes, K., and L. Engelbrecht. 1961. Kinetin and its role in nitrogen metabolism. In *Recent Advances in Botany*. Toronto: University of Toronto Press.
83. Mothes, K., and L. Engelbrecht. 1961. Kinetin-induced directed transport of substances in excised leaves in the dark. *Phytochemistry* 1:58.
84. Mullins, M.G. 1967. Morphogenetic effects of roots and of some synthetic cytokinins in *Vitis vinifera* L. *J. Exp. Bot.* 18:206.
85. Nakazaki, Y. 1971. Effect of kinetin on local lesion formation on detached bean leaves inoculated with tobacco mosaic virus or its nucleic acid. *Ann. Phytopathol. Soc. (Japan)* 37:307.
86. Netien, G., and G. Beauchesne. 1952. Action d'un extrait liquide de graines de maïs immatures (lait de maïs) sur la croissance des tissus de tubercules de topinambour cultivés *in vitro*. *Compt. Rend.* 234:1306.
87. Netien, G. and G. Beauchesne. 1953. Différentes substances de croissance décelées dans l'extrait laiteux de graines de maïs et étudiées sur cultures *in vitro* de tissus de tubercules de topinambour. *Compt. Rend.* 237:1026.
88. Ohkuma, K., F.T. Addicott, O.E. Smith, and W.E. Thiesse. 1965. The structure of abscisic acid II. *Tetrahedron Lett.* 29:2529.
89. Ohkuma, K., J.L. Lyon, F.T. Addicott, and O.E. Smith. 1963. Abscisin II, an abscission-accelerating substance from young cotton fruit. *Science* 142:1592.
90. Osborne, D.J. 1959. Control of leaf senescence by auxins. *Nature* 183:1459.
91. Osborne, D.J. 1962. Effect of kinetin on protein and nucleic acid metabolism in *Xanthium* leaves during senescence. *Plant Physiol.* 37:595.
92. Osborne, D.J., and M. Hallaway. 1960. Auxin control of protein levels in detached autumn leaves. *Nature* 188:240.
93. Person, C., D.J. Samborski, and F.R. Forsyth. 1957. Effect of benzimidazole on detached wheat leaves. *Nature* 180:1294.
94. Pilet, P.E. 1972. Growth inhibitors in growing and geostimulated maize roots. In P.E. Pilet, ed., *Plant Growth Regulation*. New York: Springer-Verlag.
95. Powell, R.D., and M.M. Griffith. 1960. Some anatomical effects of kinetin and red light on disks of bean leaves. *Plant Physiol.* 35:273.
96. Raschke, K. 1975. Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:309.
97. Raschke, K., and M. Pierce. 1973. Uptake of

- sodium and chloride by guard cells of *Vicia faba*. Plant Research "72," MSU/AEC Plant Res. Lab. Mich. State Univer. 146.
98. Reid, M., and H.K. Pratt. 1972. Effects of ethylene on potato tuber respiration. *Plant Physiol.* 49:252.
99. Richmond, A.E., and A. Lang. 1957. Effect of kinetin on protein content and survival of detached *Xanthium* leaves. *Science* 125:650.
100. Rijven, A.H.G.C., and V. Parkash. 1971. Action of kinetin on cotyledons of fennugreek. *Plant Physiol.* 47:59.
101. Robbins, M.J., R.H. Hall, R. Thedford, and L. Stasiuk. 1967. N⁶-(Δ^2 -isopentenyl) adenosine: a component of the transfer ribonucleic acid of yeast and mammalian tissue. Method of isolation and characterization. *Biochemistry* 6:1837.
102. Sacher, J.A. 1966. Permeability characteristics and amino acid incorporation during senescence (ripening) of banana tissue. *Plant Physiol.* 41:701.
103. Scott, T.K. 1972. Auxins and roots. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:235.
104. Shaw, A., and D.V. Wilson. 1964. The synthesis of zeatin. *Proc. Chem. Soc.* 231.
105. Skoog, F., D.J. Armstrong, J.D. Cherayil, A.C. Hampel, and R.M. Bock. 1966. Cytokinin activity: localization in t-RNA preparations. *Science* 154:1354.
106. Skoog, F., and C.O. Miller. 1957. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured *in vivo*. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 11:118.
107. Skoog, F., F.M. Strong, and C.O. Miller. 1965. Cytokinins. *Science* 148:532.
108. Sugiura, M., K. Umemura, and Y. Oota. 1962. The effect of kinetin on protein level of tobacco leaf disks. *Physiol. Plant.* 15:457.
109. Sveshnikova, I.N., and V.A. Kokhlova. 1969. Cytological study of the effect of 6-benzyl-aminopurine and kinetin on isolated flax cotyledons. *Soviet Plant Physiol.* 16:570.
110. Tavantzis, S.M., S.H. Smith, and F.H. Witham. 1979. The influence of kinetin on tobacco ring-spot virus infectivity and the effect of virus infection on the cytokinin activity in intact leaves of *Nicotiana glutinosa* L. *Physiol. Plant Path.* 14:227.
111. Tegley, J.R., F.H. Witham, and M. Krasnuk. 1971. Chromatographic analysis of a cytokinin from tissue cultures of crown-gall. *Plant Physiol.* 47:581.
112. Thimann, K.V. 1972. The natural plant hormones. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology* New York: Academic Press.
113. Torrey, J.G. 1958. Endogenous bud and root formation by isolated roots of *Convolvulus* grown *in vitro*. *Plant Physiol.* 33:258.
114. Torrey, J.G. 1962. Auxin and purine interactions in lateral root initiation in isolated pea root segments. *Physiol. Plant.* 15:177.
115. Tucker, D.J. 1977. Apical dominance in the "Rogue" tomato. *Ann. Bot.* 41:181.
116. Tucker, D.J. 1977. Hormonal regulation of lateral bud outgrowth in the tomato. *Plant Sci. Lett.* 8:105.
117. Tucker, D.J. 1978. Apical dominance in the tomato: the possible roles of auxin and abscisic acid. *Plant Sci. Lett.* 12:273.
118. Upper, C.D., J.P. Helgeson, J.D. Kemp, and C.J. Schmidt. 1970. Gas-liquid chromatographic isolation of cytokinins from natural sources. *Plant Physiol.* 45:543.
119. van Overbeek, J., M.E. Conklin, and A.F. Blakeslee. 1941. Factors in coconut milk essential for growth and development of *Datura* embryos. *Science* 94:350.
120. van Overbeek, J., R. Siu, and A.J. Haagen-Smit. 1944. Factors affecting the growth of *Datura* embryos *in vitro*. *Am. J. Bot.* 31:219.
121. Von Abrams, G.J., and H.K. Pratt. 1967. Effect of ethylene on the permeability of excised cantaloupe fruit tissue. *Plant Physiol.* 42:299.
122. Walton, D.C. 1980. Biochemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:453.
123. Wang, C.Y., and W.M. Mellenthin. 1972. Internal ethylene levels during ripening and climacteric in Anjou pears. *Plant Physiol.* 50:311.
124. Wehnelt, B. 1927. Untersuchungen über

das Wundhormon der Pflanzen. *Jarb. Wiss. Bot.* 66:773.

125. Wickson, M., and K.V. Thimann. 1958. The antagonism of auxin and kinetin in apical dominance. *Physiol. Plant.* 11:62.
126. Witham, F.H., L.B. Hendry, and O.L. Chapman. 1978. Chirality and stereochemical recognition in DNA-phytohormone interactions: a model approach. *Origins of Life* 9:7.
127. Witham, F.H., and C.O. Miller. 1965. Biological properties of a kinetin-like substance occurring in *Zea mays*. *Plant Physiol.* 18:1007.
128. Yang, S.F. 1969. Biosynthesis of ethylene. In F. Wightman and G. Setterfield, eds., *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances*. Ottawa: Runge Press.
129. Yang, S.F. 1980. Regulation of ethylene biosynthesis. *Hort. Sci.* 15:238.
130. Yang, S.F., H.S. Ku, and H.K. Pratt. 1966. Ethylene production from methionine by flavin mononucleotide and light. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 24:739.
131. Young, R.E., and J.B. Biale. 1967. Phosphorylation in avocado fruit slices in relation to the respiratory climacteric. *Plant Physiol.* 42:1357.
132. Zachau, H., D. Duttling, and H. Feldmann. 1966. Serine specific transfer ribonucleic acid. XIV. Comparison of nucleotide sequences and secondary structure models. *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.* 31:417.
4. Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, and M.W. Parker. 1952. The reaction controlling floral initiation. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 38:929.
5. Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, and M.W. Parker. 1956. Photoperiodism. In A. Hollander ed., *Radiation Biology*. New York: McGraw-Hill.
6. Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, M.W. Parker, E.H. Toole, and K.V. Toole. 1952. A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 38:662.
7. Briggs, W.R., and H.W. Siegelman. 1965. Distribution of phytochrome in etiolated seedlings. *Plant Physiol.* 40:934.
8. Butler, W.L., K.H. Norris, H.W. Siegelman, and S.B. Hendricks. 1959. Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.* 45:1703.
9. Cajlachjan, M.C. 1958. Hormonal factors in the flowering of plants. *Fiziol. Rast.* 5:541.
10. Cajlachjan, M.C. 1961. Effect of gibberellins and derivatives of nucleic acid metabolism on plant growth and flowering. In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.
11. Cleland, C.F., and W.R. Briggs. 1967. Flowering responses of the long-day plant *Lemna gibba* G3. *Plant Physiol.* 42:1553.
12. Cleland, C.F., and J.A.D. Zeevaart. 1970. Gibberellins in relation to flowering and stem elongation in the long day plant *Silene armeria*. *Plant Physiol.* 46:392.
13. Cummings, B.G., and E. Wagner. 1968. Rhythmic processes in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 19:381.
14. Downs, R.J. 1956. Photoreversibility of flower initiation. *Plant Physiol.* 31:279.
15. Garner, W.W., and H.A. Allard. 1920. Effect of length of day on plant growth. *J. Agr. Res.* 18:553.
16. Hamner, K.C. 1940. Interrelation of light and darkness in photoperiodic induction. *Bot. Gaz.* 101:658.
17. Hamner, K.C., and J. Bonner. 1938. Photo-

Chapter 21

1. Barber, H.N., and D.M. Paton. A gene-controlled flowering inhibitor in *Pisum*. *Nature* 169:592.
2. Bonner, J. 1962. *In vitro* dark conversion and other properties of phytochrome. *Plant Physiol. (Suppl.)* 37:xxvii.
3. Borthwick, H.A. 1959. Photoperiodic control of flowering. In R.B. Withrow ed., *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals*. Washington, D.C.: American Association for the Advancement of Science.

- periodism in relation to hormones as factors in floral initiation. *Bot. Gaz.* 100:388.
18. Heinze, P.H., M.W. Parker, and H.A. Borthwick. 1942. Floral initiation in Biloxi soybean as influenced by grafting. *Bot. Gaz.* 103:517.
 19. Hendricks, S.B. 1958. Photoperiodism. *Agron. J.* 50:724.
 20. Hendricks, S.B. 1959. The photoreaction and associated changes of plant photomorphogenesis. In R.B. Withrow, ed., *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals*. Washington, D.C.: American Association for the Advancement of Science.
 21. Hillman, W.S. 1962. *The Physiology of Flowering*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
 22. Hillman, W.S. 1967. The physiology of phytochrome. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 18:301.
 23. Hillman, W.S. 1976. Biological rhythms and physiological timing. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27:159.
 24. Hodson, H.K., and K.C. Hamner. 1970. Floral inducing extract from *Xanthium*. *Science* 167:384.
 25. Holdsworth, M. 1956. The concept of minimum leaf number. *J. Exp. Bot.* 7:395.
 26. Kendrick, R.E., and C.J.P. Spruit. 1973. Phytochrome properties and the molecular environment. *Plant Physiol.* 52:327.
 27. Khudairi, A.K., and K.C. Hamner. 1954. The relative sensitivity of *Xanthium* leaves of different ages to photoperiodic induction. *Plant Physiol.* 29:251.
 28. Klebs, G. 1913. Über das Verhältnis der Aussenwelt zur Entwicklung der Pflanze. *Akad. Wiss. (Heidelberg)* B5:1.
 29. Knott, J.E. 1934. Effect of localized photoperiod on spinach. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci. (Suppl.)* 31:152.
 30. Krishnamoorthy, H.N., and K.K. Nanda. 1967. Effect of intercalated long days and light interruption of dark period on flowering, extension growth and senescence of *Impatiens balsamina*. *Physiol. Plant.* 20:760.
 31. Lincoln, R.G., A. Cunningham, B.H. Carpenter, J. Alexander, and D.L. Mayfield. 1966. Florigenic acid from fungal culture. *Plant Physiol.* 41:1079.
 32. Lincoln, R.G., D.L. Mayfield, and A. Cunningham. 1961. Preparation of a floral initiating extract from *Xanthium*. *Science* 133:756.
 33. Long, E.M. 1939. Photoperiodic induction as influenced by environmental factors. *Bot. Gaz.* 101:168.
 34. Moore, T.J. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
 35. Naylor, A.W. 1953. Reactions of plants to photoperiod. In W. Loomis, ed., *Growth and Development in Plants*. Ames: University of Iowa Press.
 36. Naylor, A.W. 1961. The photoperiodic control of plant behavior. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology*. 16:331. Berlin: Springer.
 37. Parker, M.W., S.B. Hendricks, H.A. Borthwick, and N.J. Scully. 1946. Action spectrum for the photoperiodic control of floral initiation of short day plants. *Bot. Gaz.* 108:1.
 38. Quail, P.H., E. Schäfer, and D. Marmé. 1972. *De novo* synthesis of phytochrome. In G.O. Schenck, ed., *Book of Abstracts*. VI. International Congress in Photobio., Biochem. 156.
 39. Quail, P.H., E. Schäfer, and D. Marmé. 1973. *De novo* synthesis of phytochrome in pumpkin hooks. *Plant Physiol.* 52:124.
 40. Quail, P.H., E. Schafer, and D. Marmé. 1973. Turnover of phytochrome in pumpkin cotyledons. *Plant Physiol.* 52:128.
 41. Schwabe, W.W. 1959. Studies of long-day inhibition in short-day plants. *J. Exp. Bot.* 10:317.
 42. Siegelman, H.W., and W.L. Butler. 1965. Properties of phytochrome. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16:383.
 43. Siegelman, H.W., and E.M. Firer. 1964. Purification of phytochrome from oat seedlings. *Biochemistry* 3:418.
 44. Salisbury, F.B., and C.W. Ross. 1978. *Plant Physiology*, 2nd ed. Belmont, Calif.: Wadsworth.
 45. Takimoto, A. 1960. Effect of sucrose on

flower initiation of *Pharbitis*. *Plant Cell Physiol.* (Tokyo) 1:241.

46. Taylor, A.O., and B.A. Bonner. 1967. Isolation of phytochrome from the alga *Mesotaenium* and liverwort *Sphaerocarpos*. *Plant Physiol.* 42:762.
47. Toole, E.H., V.K. Toole, H.A. Borthwick, and S.B. Hendricks. 1955. Photocontrol of *Lepidium* seed germination. *Plant Physiol.* 30:15.
48. Tournets, J. 1912. Influence de la lumière sur la floraison du houblon japonais et du chavvre. *Comp. Rend. Acad. Sci. (Paris)* 155:297.
49. van der Veen, R., and G. Meijer. 1959. *Light and Plant Growth*. New York: Macmillan.
50. Zeevart, J.A.D. 1958. Flower formation as studied by grafting. *Med. Landbouwhogeschool Wageningen* 58:1.
51. Zeevart, J.A.D. 1976. Physiology of flower formation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27:321.

Chapter 22

1. Alden, J., and K.H. Hermann. 1971. Aspects of the cold-hardiness mechanism in plants. *Bot. Rev.* 37(1):37.
2. Bolduc, R.J., J.H. Cherry, and B.O. Blair. 1970. Increase in indoleacetic acid oxidase activity of winter wheat by cold treatment and gibberellic acid. *Plant Physiol.* 45:461.
3. Bula, R.J., D. Smith and H.J. Hodgson. 1956. Cold resistance in alfalfa at two diverse latitudes. *Agron. J.* 48:153.
4. Chouard, P. 1952. Les facteurs du milieu et les mécanismes régulateurs du développement des plantes horticoles. *Rep. Intern. Hort. Congr.* 13:17.
5. Chouard, P. 1960. Vernalization and its relations to dormancy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:191.
6. Chouard, P., and P. Poignant. 1951. Recherches préliminaires sur la vernalisation en présence d'inhibiteurs de germination et de respiration. *Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris)* 23:103.
7. Chroboczek, E. 1934. A study of some ecological factors influencing seed-stalk development in beets (*Beta vulgaris* L.). *Mem. Cornell Agr. Expt. Sta.* 154:1.
8. Curtis, O.F., and H.T. Chang. 1930. The relative effectiveness of temperature of the crown as contrasted with that of the rest of the plant upon flowering of celery plants. *Am. J. Bot.* 17:1047.
9. Daday, H. 1964. Genetic relationship between cold hardiness and growth at low temperature in *Medicago sativa*. *Heredity* 19:173.
10. Dear, J. 1973. A rapid degradation of starch at hardening temperature. *Cryobiology* 10:78.
11. De La Roche, I.A., C.J. Andrews, M.K. Pomeroy, P. Weinberger, and M. Kates. 1972. Lipid changes in winter wheat seedlings (*Triticum aestivum*) at temperatures inducing cold hardiness. *Can. J. Bot.* 50(12):2401.
12. Faw, W.F., and G.A. Jung. 1972. Electrophoretic protein patterns in relation to low temperature tolerance and growth regulation of alfalfa. *Cryobiology* 9:548.
13. Gerloff, E.D., T. Richardson, and M.A. Stahmann. 1967. Changes in fatty acids of alfalfa roots during cold hardening. *Plant Physiol.* 41:1280.
14. Gerloff, E.D., M.A. Stahmann, and D. Smith. 1967. Soluble proteins in alfalfa roots as related to cold hardiness. *Plant Physiol.* 42:895.
15. Gott, M.B., F.G. Gregory, and O.N. Purvis. 1955. Studies in vernalization of cereals. XIII. Photoperiodic control of stages in flowering between initiation and ear formation in vernalized and unvernallized Petkus winter rye. *Ann. Bot.* 19:87.
16. Gregory, F.G., and O.N. Purvis. 1938. Studies in the vernalization of cereals. III The use of anaerobic conditions in the analysis of the vernalizing effect of low temperature during germination. *Ann. Bot.* 2:753.
17. Grenier, G., and C. Willemot. 1974. Lipid changes in roots of frost hardy and less hardy alfalfa varieties under hardening conditions. *Cryobiology* 11:324.

18. Hall, T.C., R.C. McLeester, B.H. McCown, and G.E. Beck. 1970. Enzyme changes during acclimation. *Cryobiology* 6:263.
19. Hall, T.C., R.C. McLeester, B.H. McCown, and G.E. Beck. 1970. Enzyme changes during deacclimation of willow stem. *Cryobiology* 7:130.
20. Hänsel, H. 1953. Vernalization of winter rye by negative temperatures and the influence of vernalization upon the lamina length of the first and second leaf in winter rye, spring barley, and winter barley. *Ann. Bot.* 17:417.
21. Harris, P., and A.T. James. 1969. The effect of low temperatures on fatty acid biosynthesis in plants. *Biochem. J.* 112:325.
22. Heber, U. 1959. Beziehungen zwischen der Grösse von Chloroplasten und ihrem Gehalt an löslichen Eiweissen und Zuckern im Zusammenhang mit dem Frostresistenzproblem. *Protoplasma* 51:284.
23. Hodgson, H.J. 1965. Effect of photoperiod on development of cold resistance in alfalfa. *Crop Sci.* 4:302.
24. Jung, G.A., and K.L. Larson. 1972. Cold, drought and heat tolerance. *Agron. Monogr.* 15:185.
25. Jung, G.A., S.C. Shih, and D.C. Shelton. 1967. Influence of purines and pyrimidines on cold hardiness of plants. III. Associated changes in soluble proteins and nucleic acid content and tissue pH. *Plant Physiol.* 42:1653.
26. Jung, G.A., and D. Smith. 1960. Influence of extended storage at constant low temperature on cold resistance and carbohydrate reserves of alfalfa and medium red clover. *Plant Physiol.* 35:123.
27. Jung, G.A., and D. Smith. 1961. Trends of cold resistance and chemical changes in certain nitrogen and carbohydrate fractions. *Agron. J.* 53:359.
28. Kenefick, D.G. 1964. Cold acclimation as it relates to winter hardiness in plants. *Agri. Sci. Rev. USDA* 2:21.
29. Kenefick, D.G., and E.L. Whitehead. 1971. A search for winter hardiness. *South Dakota Farm and Home Research.* 22:36.
30. Klebs, G. 1913. Über das Verhältnis der Aussenwelt zur Entwicklung der Pflanze. *Akad. Wiss. (Heidelberg)* B5:1.
31. Korovin, A.I., and T.A. Barskaya. 1962. Effect of soil temperature on respiration and activity of oxidative enzymes of roots in cold resistant and thermophilic plants. *Sov. Plant Physiol.* 9:331.
32. Krasnuk, M., G.A. Jung, and F.H. Witham. 1975. Electrophoretic studies of the relationship of peroxidases, polyphenol oxidase and indoleacetic acid oxidase to cold tolerance in alfalfa. *Cryobiology* 12:62.
33. Krasnuk, M., G.A. Jung, and F.H. Witham. 1976. Electrophoretic studies of several dehydrogenases in relation to the cold tolerance of alfalfa. *Cryobiology* 13:375.
34. Krasnuk, M., F.H. Witham, and G.A. Jung. 1976. Electrophoretic studies of several hydrolytic enzymes in relation to the cold tolerance of alfalfa. *Cryobiology* 13:225.
35. Kuiper, P.J.C. 1970. Lipids in alfalfa leaves in relation to cold hardiness. *Plant Physiol.* 45:684.
36. Lang, A. 1951. Untersuchungen über das Kälterbedürfnis von zweijährigen *Hyoscyamus niger*. *Der Züchter.* 21:241.
37. Lang, A. 1952. Physiology of flowering. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 3:265.
38. Lang, A. 1961. Auxins in flowering. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 14:909. Berlin: Springer.
39. Lang, A., and G. Melchers. 1947. Vernalization and Devernalization bei einer zweijährigen Pflanze. *Z. Naturf.* 2b:444.
40. Levitt, J. 1969. Growth and survival of plants at extremes of temperature—a unified concept. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 23:395.
41. Li, P.H., and C.J. Weiser. 1969. Metabolism of nucleic acids in one-year old apple twigs during cold hardening and dehardening. *Plant Cell Physiol.* 10:21.
42. McCown, B.H., T.C. Hall, and G.E. Beck. 1969. Plant leaf and stem proteins. II. Isozymes and environmental change. *Plant Physiol.* 44:210.
43. McCown, B.H., R.C. McLeester, G.E. Beck, and T.C. Hall. 1969. Environment-induced

- changes in peroxidase zymograms in the stem of deciduous and evergreen plants. *Cryobiology* 5:410.
44. McKinney, H.H. 1940. Vernalization and the growth-phase concept. *Bot. Rev.* 6:25.
 45. Marvin, J., and M. Morselli. 1971. Rapid low temperature hydrolysis of starch to sugars in maple stems and in maple tissue cultures. *Cryobiology* 8:339.
 46. Melchers, G. 1936. Versuche zur Genetik und Entwicklungsphysiologie der Blühreife. *Biol. Zbl.* 56:567.
 47. Melchers, G. 1937. Die Wirkung von Genen, tiefen Temperaturen und blühenden Pfropfpartnern auf die Blühreife von *Hyoscyamus niger* L. *Biol. Zbl.* 57:568.
 48. Melchers, G. 1939. Die Blühhormone. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 57:29.
 49. Melchers, G., and A. Lang. 1948. Die Physiologie der Blütenbildung. *Biol. Zentr.* 67:105.
 50. Napp-Zinn, K. 1960. Vernalisation, Licht und Alter bei *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. I. Licht und Dunkelheit während Kalte- und Wärmebehandlung. *Planta* 54:409.
 51. Purvis, O.N. 1934. An analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of certain winter cereals and its relation to length of day. *Ann. Bot.* 48:919.
 52. Purvis, O.N. 1940. Vernalization of fragments of embryo tissue. *Nature* 145:462.
 53. Purvis, O.N. 1947. Studies in vernalization of cereals. X. The effect of depletion of carbohydrates on the growth and vernalization response of excised embryos. *Ann. Bot.* 11:269.
 54. Purvis, O.N. 1961. The physiological analysis of vernalization. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 16:76. Berlin: Springer.
 55. Purvis, O.N., and F.G. Gregory. 1952. Studies in vernalization of cereals. XII. The reversibility by high temperature of the vernalized condition in Petkus winter rye, *Ann. Bot.* 16:1.
 56. Sarkar, S. 1958. Versuche zur Physiologie der Vernalisation. *Biol. Zentralbl.* 77:1.
 57. Schwabe, W.W. 1954. Factors controlling flowering in the chrysanthemum. IV. The site of vernalization and translocation of the stimulus. *J. Exp. Bot.* 5:389.
 58. Shih, S.C., and G.A. Jung. 1971. Influence of purines and pyrimidines on cold hardiness of plants. IV. An analysis of the chemistry of cold hardiness in alfalfa when growth is regulated by chemicals. *Cryobiology* 7:300.
 59. Shih, S.C., G.A. Jung, and D.C. Shelton. 1967. Effects of temperature and photoperiod on metabolic changes in alfalfa in relation to cold hardiness. *Crop Sci.* 7:385.
 60. Shinohara, S. 1959. Genecological studies on the phasic development of flowering centering on the *Cruciferous* crops, especially on the role of vernalization on ripening seeds. Shizuoka Prefecture Agr. Expt. Sta. Tech. Bull. 6:1.
 61. Siminovitch, D., and D.R. Briggs. 1949. The chemistry of the living bark of the black locust tree in relation to frost hardiness. I. Seasonal variations in protein content. *Arch. Biochem.* 23:8.
 62. Siminovitch, D., and D.R. Briggs. 1953. Studies on the chemistry of the living bark of the black locust tree in relation to its frost hardiness. IV. Effects of ringing on translocation, protein synthesis and the development of hardiness. *Plant Physiol.* 28:177.
 63. Siminovitch, D., F. Gfeller, and B. Rheume. 1967. The multiple character of the biochemical mechanism of freezing resistance of plant cells. In E. Asahina, ed., *Cellular Injury and Resistance in Freezing Organisms*. Sapporo, Japan: Institute of Low Temperature Science.
 64. Siminovitch, D., C.M. Wilson, and D.R. Briggs. 1953. Studies on the chemistry of the living bark of the black locust in relation to its frost hardiness. V. Seasonal transformations and variations in the carbohydrates: starch-sucrose interconversions. *Plant Physiol.* 28:383.

65. Smith, D. 1968. Varietal chemical differences associated with the freezing resistance in forage plants. *Cryobiology* 5:148.
66. Stokes, P., and K. Verkerk. 1951. Flower formation in Brussels sprouts. *Mededel. Landbouwhogeschool Wageningen* 50:141.
67. Wellensiek, S.J. 1961. Leaf vernalization. *Nature* 192:1097.
68. Wellensiek, S.J. 1962. Dividing cells as the locus for vernalization. *Nature* 195:307.
69. Wellensiek, S.J. 1964. Dividing cells as the prerequisite for vernalization. *Plant Physiol.* 39:832.
70. Willemot, C. 1975. Stimulation of phospholipid biosynthesis during frost hardening of winter wheat. *Plant Physiol.* 55:356.
71. bud inhibition and apical dominance of potato. *Bot. Gaz.* 81:297.
10. Donaho, C.W., and D.R. Walker. 1957. Effect of gibberellic acid on breaking of the rest period in Elberta peach. *Science*. 126:1178.
11. Eagles, C.F. and P.F. Wareing. 1964. The role of growth substances in the regulation of bud dormancy. *Physiol. Plant.* 17:697.
12. Evenari, M. 1949. Germination inhibitors. *Bot. Rev.* 15:153.
13. Harada, H., and J.P. Nitsch. 1959. Changes in endogenous growth substances during flower development. *Plant Physiol.* 34:409.
14. Harrington, G.T. 1916. Agricultural value of impermeable seeds. *J. Agr. Res.* 6:761.
15. Hemberg, T. 1947. Studies of auxins and growth-inhibiting substances in the potato tuber and their significance with regard to its rest period. *Acta Hort. Berg.* 14:133.
16. Hemberg, T. 1949. The significance of growth-inhibiting substances and auxins for the rest period of the potato tuber. *Physiol. Plant.* 2:24.
17. Hemberg, T. 1949. Growth-inhibiting substances in terminal buds of *Fraxinus*. *Physiol. Plant.* 2:37.
18. Hemberg, T. 1950. The effect of glutathione on the growth-inhibiting substances in resting potato tubers. *Physiol. Plant.* 3:17.
19. Hemberg, T. 1952. The significance of the acid growth-inhibiting substances for the rest period of the potato tuber. *Physiol. Plant.* 5:115.
20. Hendershott, C.H., and L.F. Bailey. 1955. Growth inhibiting substances in dormant flower buds of peach. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 65:85.
21. Hyde, E.O. 1954. The function of the hilum in some Papilionaceae in relation to the ripening of the seed and permeability of the testa. *Ann. Bot.* 18:241.
22. Ikuma, H., and K.V. Thimann. 1964. Analysis of germination processes of lettuce seed by means of temperature and anaerobiosis. *Plant Physiol.* 39:756.
23. Lane, F.E., and L.F. Bailey. 1964. Isolation

Chapter 23

1. Bernet-Clark, T.A., and N.P. Kefford. 1953. Chromatography of the growth substances in plant extracts. *Nature* 171:645.
2. Blommaert, K.L.J. 1954. Growth and inhibiting substances in relation to the rest-period of the potato tuber. *Nature* 174:970.
3. Blommaert, K.L.J. 1955. The significance of auxins and growth inhibiting substances in relation to winter dormancy of the peach. *Dept. Agr. South Africa Sci. Bull.* 368:1.
4. Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, M.W. Parker, E.H. Toole, and V.K. Toole. 1952. A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 38:662.
5. Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, E.H. Toole, and V.K. Toole. 1954. Action of light on lettuce-seed germination. *Bot. Gaz.* 115:205.
6. Crocker, W. 1906. Role of seed coats in delayed germination. *Bot. Gaz.* 42:265.
7. Crocker, W. 1948. *Growth of Plants*. New York: Reinhold.
8. Denny, F.E. 1926. Hastening the sprouting of dormant potato tuber. *Am. J. Bot.* 13:118.
9. Denny, F.E. 1926. Effect of thiourea upon

- and characterization studies on the β -inhibitor in dormant buds of the silver maple, *Acer saccharinum* L. *Physiol. Plant.* 17:91.
24. Lippert, L.F., L. Rappaport, and H. Timm. 1958. Systematic induction of sprouting in white potatoes by foliar applications of gibberellin. *Plant Physiol.* 33:132.
 25. Mayer, A.M., and A. Poljakoff-Mayber. 1963. *The Germination of Seeds*. New York: MacMillan.
 26. Meyer, B.S., and D.B. Anderson. 1952. *Plant Physiology*. Princeton, N.J.: Van Nostrand.
 27. Nitsch, J.P. 1957. Growth responses of woody plants to photoperiodic stimuli. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 70:512.
 28. Nitsch, J.P. 1959. Changes in endogenous growth regulating substances during flower initiation. *Fourth Intern. Congr. Biochem.* 6:141. London: Pergamon Press.
 29. Olney, H.O., and B.M. Pollock. 1960. Studies of rest period. II. Nitrogen and phosphorus changes in embryonic organs of after-ripening cherry seed. *Plant. Physiol.* 35:970.
 30. Phillips, I.D.J., and P.F. Wareing. 1958. Effect of photoperiodic conditions on the level of growth inhibitors in *Acer pseudoplatanus*. *Naturwiss.* 13:317.
 31. Pollock, B.M., and H.O. Olney. 1959. Studies of the rest period. I. Growth translocation, and respiratory changes in the embryonic organs of the after-ripening cherry seed. *Plant Physiol.* 34:131.
 32. Rappaport, L., L.F. Lippert, and H. Timm. 1957. Sprouting, plant growth, and tuber formation as affected by chemical treatment of white potato seed pieces. I. Breaking dormancy with gibberellic acid. *Am. Potato J.* 34:254.
 33. Rappaport, L., H. Timm, and L. Lippert. 1958. Gibberellin on white potatoes. *Calif. Agr.* 12:4, 14.
 34. Robinson, P.M., P.F. Wareing, and T.H. Thomas. 1963. Dormancy regulators in woody plants. Isolation of the inhibitor varying with photoperiod in *Acer pseudoplatanus*. *Nature* 199:875.
 35. Sankhla, S., and D. Sankhla. 1968. Reversal of (\pm)-abscisin II induced inhibition of lettuce seed germination and seedling growth by kinetin. *Physiol. Plant.* 21:190.
 36. Shull, C.A. 1911. The oxygen minimum and the germination of *Xanthium* seeds. *Bot. Gaz.* 52:453.
 37. Shull, C.A. 1914. The role of oxygen in germination. *Bot. Gaz.* 57:64.
 38. Smith, O.E., and L. Rappaport. 1961. Endogenous gibberellins in resting and sprouting potato tubers. In R.F. Gould, ed., *Gibberellins*. Am. Chem. Soc. 28:42.
 39. Thornton, N.C. 1935. Factors influencing germination and development of dormancy in cocklebur seeds. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 7:477.
 40. Thornton, N.C. 1939. Carbon dioxide storage. XIII. Relationship of oxygen to carbon dioxide in breaking dormancy of potato tubers. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 10:201.
 41. Thornton, N.C. 1953. Dormancy. In W.E. Loomis, ed., *Growth and Differentiation in Plants*. Ames: Iowa State University Press.
 42. Toole, E.H. 1959. Effect of light on the germination of seeds. In R.B. Withrow, ed., *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals*. Washington, D.C.: American Association for the Advancement of Science.
 43. Toole, E.H., H.A. Borthwick, S.B. Hendricks, and V.K. Toole. 1953. Physiological studies of the effects of light and temperature on seed germination. *Proc. Intern. Seed Testing Assoc.* 18(2):267.
 44. Toole, E.H., S.B. Hendricks, H.A. Borthwick, and V.K. Toole. 1956. Physiology of seed germination. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:299.
 45. Toole, E.H., and V.K. Toole. 1939. *Proc. Intern. Seed Testing Assoc.* 11:51.
 46. Toole, E.H., V.K. Toole, H.A. Borthwick, and S.B. Hendricks. 1955. Photocontrol of *Lepidium* seed germination. *Plant Physiol.* 30:15.
 47. Tuan, D.Y.H., and J. Bonner. 1964. Dormancy associated with repression of genetic activity. *Plant Physiol.* 39:768.

48. Varga, M., and L. Ferenczy. 1956. Effect of "rindite" on the development of the growth substances in potato tubers. *Nature* 178:1075.
49. Walton, D.C. 1980. Biochemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:453.
50. Wareing, P.F. 1953. Growth studies in woody species. V. Photoperiodism in dormant buds of *Fagus sylvatica*. *Physiol. Plant.* 6:692.
51. Wareing, P.F. 1954. Growth studies in woody species. VI. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy. *Physiol. Plant.* 7:261.
52. Wareing, P.F. 1956. Photoperiodism in woody plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:191.
53. Wareing, P.F., and H.A. Foda. 1957. Growth inhibitors and dormancy in *Xanthium* seed. *Physiol. Plant.* 10:266.

قائمة بأهم المصطلحات العلمية

(أ)

epsomite	إبسوميت [إحدى المعادن الحاملة للكبريت]
bulbs	أبصال
apoplast	أبو بلاست [المكون غير الحى]
Circadian rhythms	إتزان إيقاعى يومى (أنظر فصل ٢١)
(Agave)	أجاف (جنس نباتى) من ذوات الفلقة يتبع مجموعة نباتات البيئة الجافة
slime bodies	أجسام مخاطية
soil moisture tension	إجهاد رطوبى أرضى
tension water column	إجهاد عمود الماء (فى أوعية الخشب)
golgi apparatus	أجهزة جولجى
chlorophenoxy acids	أحماض الكلوروفينوكسى (من الأوكسينات الصناعية التخليقية)
amino acids	أحماض أمينية
aromatic amino acids	أحماض أمينية أروماتيكية (حلقة)
fatty acids	أحماض دهنية
organic acids	أحماض عضوية
nucleic acids (DNA/RNA)	أحماض نووية
barley endosperm bioassay	اختبار أندوسبرم الشعير الحيوى
dwarf pea bioassay	اختبار البسلة القزمة الحيوى
dwarf corn bioassay	اختبار الذرة القزمة الحيوى
Avena leaf bioassay	اختبار حيوى لورقة الشوفان
Rumex leaf bioassay	اختبار حيوى لورقة نبات الحميض
lettuce hypocotyl bioassay	اختبار حيوى للسويقة الجنينية السفلى للخص
Avena coleoptile curvature test	اختبار إنحناء غمد ريشة الشوفان
Cress root inhibition test	اختبار تثبيط جدر الكريس (حب الرشاد)
Avena Coleoptile Section test	اختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان
reduction	إختزال

reductive amination	إختزال أميني
CO ₂ reduction and	إختزال ثاني أكسيد الكربون و
ethylene	إيثيلين (هرمون نباتي)
pectic acid	حمض البكتيك
photoreduction	إختزال ضوئي
bleeding	إدماء (خروج الماء عند الأسطح المقطوعة)
guttation	إدماع (فقد الماء خلال الثغور المائية)
adsorbents	إدمصاصي (مادة إدمصاصية من خواص السطوح في الغرويات)
ADP. adenosine diphosphate	أدينوزين ثنائي الفوسفات (مختصر)
ADPG. adenosine diphosphate Glucose	أدينوزين ثنائي الفوسفات جلوكوز (مختصر)
ATP. adenosine triphosphate	أدينوزين ثلاثي الفوسفات (مختصر)
(Arabidopsis)	أرابيدوبسيس (من نباتات العائلة الصليبية)
(Chrysanthemum)	اراوله (من نباتات العائلة المركبة)
conformational coupling	ارتباط تكويني أو تركيبى
vernalization	ارتباع (الاحتياجات الحرارية لبعض النباتات لكي تزهر)
rice	أرز (نبات يتبع العائلة النجيلية)
detoxification, auxins	إزالة السمية (الأوكسينات)
osmoticum	أزموتيكى (أى مركب له نشاط أزموزى)
osmosis	أزموزية
electro- osmosis	أزموزية كهربية
osmometer	أزموميتر (جهاز لقياس الضغط الأزموزى)
spectrophotometer	اسبيكترو فوتوميتر (جهاز قياس الأطياف الضوئية)
long- term response	استجابات بعيدة المدى
rapid responses	استجابات سريعة
photo periodic response	استجابية (النبات) للفترة الضوئية
strontium	استرنتيوم
elongation	استطالة
stroma	استروما (تركيب تحت بلاستيدى)
spherosomes	اسفيروسومات
(Scenedesmus)	اسينيديزمس (طحلب وحيد الخلية)
deciduous trees, abscission	أشجار متساقطة الأوراق (التساقط)
ionizing radiation	إشعاع تأينى
fluorescence	إشعاع لاصف
gamma radiation	أشعة جاما
chlorosis interveinal	إصفار (بين تعريقى - عَرَضُ مرضى يصيب النبات بسبب نقص بعض العناصر أو للإصابة ببعض الطفيليات)

reclamation	إصلاح (مرض ناتج عن نقص النحاس)
darkness	إظلام
xylem ducts	أعمدة خشب
membranes	أغشية
thylakoid lamellae	أغشية الثيلاكويد
lateral shoots	أغصان جانبية
exudates	إفرازات (نضج - إرتشاح)
(Actinomyces)	اكتينومايسيس
oxidation	أكسدة
biological oxidation	أكسدة حيوية
photooxidation	أكسدة ضوئية
oxidative decarboxylation	أكسدة مع نزع مجموعة الكربوكسيل
adhesion	التصاقية (من خواص الماء وبعض المركبات الأخرى)
electrolytes	الكتروليتات
phloem	اللحاء
phloem fibers	ألياف اللحاء
specific absorption	امتصاص نوعي
AMO 1618	أمو ١٦١٨
(اسم تجارى للمركب الكيميائى)	
2- isopropyl -4- (trimethyl ammonium chloride) -5 methyl pepcpiridene charpoxylate	أملاح فوسفات الكالسيوم
Calcium phosphate salts	أميلوبلاست (البلاستيدات النشوية)
amyloplasts	إنبات
germination	إنبات أرضي
hypogean germination	إنبات هوائي
epigean germination	إنبات كهروضوئي
photoelectric emission	أنبوبة لقاحية
pollen Tube	انتحاء
tropism	انتحاء أرضي
geotropism	انتحاء أرضي سالب
negative geotropism	انتحاء أرضي موجب
positive geotropism	انتحاء ضوئي
phototropism	أنتروبي (التشتت)
entropy	انتشار
diffusion	انتقال
translocation	انتقال الاليكترون
electron transport	انتقال سلبى (للأملاح المعدنية)
passive transport (mineral salts)	

acropetal movement	انتقال قمى
active transport	انتقال نشط
anthocyanins	أنثوسيانين (صبغة حمراء توجد ذائبة في الفجوات العصارية لبعض الأنسجة)
anthesins	انثسينات (عوامل تزهر مفترضة)
freezing point depression	انخفاض نقطة التجمد
endosperm	اندوسبرم (الغذاء المخزن في البذور)
endodermis	اندودرمز (البشرة الداخلية في سريح الجذر)
indoleacetaldehyde	اندول اسيتلدهيد (من المركبات الوسيطة لتخليق اندول - ٣ - حمض الخليك)
indole-3- acetone	اندول - ٣ - أسيتونيتريل (من المركبات الوسيطة لتخليق اندول - ٣ - حمض الخليك)
indole-3- acetonitrile	اندول - ٣ - حمض الخليك (هرمون نباتي طبيعي)
indole-3- acetic acid (IAA)	إنزيمات
enzymes	إنزيم أكسدة اندول - ٣ - حمض الخليك
IAA oxidase	إنزيمات أكسدة - اختزال (أكسدة)
oxidation- reduction enzymes	إنزيم تحليل اليوريا
urease	إنزيم نازع للهيدروجين من ثلاثيات الكربون المفسفرة
triosephosphate dehydro	إنزيم تخليق التربتوفان
tryptophan synthetase	إنزيم تكثيف
condensing enzyme	إنزيم تكوين (يوجد دائماً في الخلايا)
constitutive enzyme	إنزيم تمثيل (بناء) السكروز
sucrose synthetase	إنزيم مجرد (أي الجزء البروتيني من الإنزيم)
apoenzyme	إنزيم محلل مائياً
hydrolytic enzymes	إنزيم مستحث (يتكون عند توافر مادة لاستحثاث تكونه)
inducible enzyme	إنزيم نازع لمجموعة الكربوكسيل من التربتوفان
tryptophan decarboxylase	إنزيم ناقل
transferase	إنزيم ناقل لمجاميع الجليوكسيدات
transglycosidase	إنزيم ناقل لمجموعة الميثيل
transmethylase	إنزيم ناقل لمجموعة الأسيل
transacylase	إنزيم ناقل لمجموعة الأمين
transaminase	إنزيم ناقل للهيدروجين
transhydrogenase	أنسولين (بروتين يعمل كهرمون في الإنسان والحيوان)
insulin	إنضاج (التسوية - يطلق على الثمار)
ripening	إنطفاء (الإمتصاص الطيفي)
extinction (absorption spectra)	انعكاس
reflectance	انعكاس الإرتباع (أي إبطال الارتباع)
devernialization	

cell division	إنقسام الخلية
mitosis	المتوزي
(Ankistrodesmus brauni)	أنكسترودمس (طحلب)
anorthite	أنورثيت (معدن أولى يحتوى على الكالسيوم والألمنيوم وأكسيد السيليكون)
anion	أنيون (أيون سالب الشحنة)
orchids	أوركيد (نبات زهرى)
vessels, xylem	أوعية خشب
oxygen	أوكسجين
reserve auxins	أوكسينات احتياطية (مخزنة)
free auxins	أوكسينات حرة
bound auxins	أوكسينات مرتبطة
storage auxins	أوكسينات مخزنة
carbon monoxide	أول أكسيد الكربون
(Oenothera)	أوينوثيرا (نبات زهرة ربيع المساء أو آذان الدب)
ethrel	إثيلرل (مادة صناعية منتجة للإيثيلين)
ethylene	إيثيلين (هرمون نباتى)
crassulacean acid metabolism	أيض الحمض الشحمى العصارى
fat metabolism	أيض الدهون
ferric hydroxide	أيدروكسيد حديدك (غروى كاره للماء)
(Euglena)	أيوجلينا (من الهدييات)
ions	أيونات
molybdate ions	أيونات المولبدات
hydrogen ions buffers	أيونات الهيدروجين المنظمة
illite	إيلايت (معدن حامل للبوتاسيوم)

(ب)

barometer	باروميتر (جهاز قياس الضغط الجوى)
sinks	بالوعات (أبيضية)
pyrite	بايريت (معدن حامل للكبريت)
peptides	ببتيدات
seeds	بذور
buds	براعم
lateral buds	براعم جانبية
apical buds	براعم طرفية
alfalfa	برسيم حجازى (من العائلة البقولية)
parenchyma	برنشيمة

phloem parenchyma	برنشيمة اللحاء
protamines	بروتامينات
chlorophyll proteins	بروتينات الكلوروفيل
simple proteins	بروتين بسيط
flavoprotein	بروتين فلافيني
lipoprotein	بروتين دهني
nucleoproteins	بروتين نووي
conjugated proteins	بروتين مرتبط
chromoprotein	بروتين ملون
pericycle	بريسكيل (تشريح الجذر)
(Pisum) Pea	بسلة (جنس نباتي يتبع العائلة البقولية)
(sativum)	بسلة المائدة
onion	بصل (نبات تابع للعائلة البصلية)
potato	بطاطس (نبات يتبع العائلة الهاذنجانية)
after ripening	بعد النضج (فترة ما بعد النضج)
legumes	بقوليات
Leguminosae	بقولية (عائلة نباتية يتبعها العديد من النباتات الإقتصادية)
calcium pectate	بكتات الكالسيوم (من مكونات الصفيحة الوسطى)
(Azotobacter)	بكتريا التآزت (أزوتو باكتر)
(Escherichia coli)	بكتريا القولون (إشرشيا)
(Acetobacter	بكتريا حمص الخليك
acetigenum)	نوع أسيتجنم
xylinum)	نوع زيلينم
autotrophic bacteria	بكتريا ذاتية التغذية
aerobic bacteria	بكتريا هوائية
autotrophic bacteria	بكتريا لا هوائية
pectins	بكتينيات
plasmolysis	بلزمة
incipient plasmolysis	بلزمة أولية
nucleoplasm	بلازم نووي
plasmodesmata	بلازمودسماتا (خيوط بلازمية)
plastocyanin	بلاستوسيانين
plastoquinone	بلاستو كينون
plastids	بلاستيدات
proplastids	بلاستيدات أولية
chloroplasts	بلاستيدات خضراء (كلوروبلاست)

leucoplasts	بلاستيدات عديمة اللون
chromoplasts	بلاستيدات ملونة
(Plantago lanceolata)	بلانتاجو (نبات نهار طويل)
poinsettia	بنت القنصل
sugar beet	بنجر السكر (نبات يتبع العائلة الرمامية)
potassium	بوتاسيوم
potometer	بوتوميتر (جهاز لقياس النتج)
(Porophyra neveocystis)	بورفيريا (طحالب أحمر)
(Porphyridium)	بورفيريديوم (جنس الطحالب الحمراء)
porphyrins	بورفيرينات
boron	بورون
polyribosomes	بولي ريبوزومات (عديدات الريبوزومات)
polysomes	بولي زومات
polyhydroxyaldehydes (carbohydrates)	بولي هيدروكسي الدهيد (الكربوهيدرات)
polyhydroxy ketones (carboidrates)	بولي هيدروكسي كيتونات (الكربوهيدرات)
peroxisomes	بيروكسومات
pyrophosphate	بيروفوسفات
pecan	بيكان (نبات يتبع العائلة الجوزية (عين الجمل))
pinocytosis	بينوسيتوزس (امتصاص المواد السائلة بواسطة الخلايا الحية)
biotite	بيوتيت (معدن حامل للبوتاسيوم والزنك)
puromycin	بيورميسين
purines	بيورينات

(ت)

saturation effect	تأثير التشبع (إمتصاص الأملاح)
shading effect	تأثير الظليل
Emerson effect	تأثير إمرسون
Gibbs - Donnan effect	تأثير جيبس دونان
Donnan effect and equilibrium	تأثير وإتزان دونان
photoperiodism	تأثير ضوئي
ionization	تأين
exchange	تبادل
ion exchange	تبادل الأيون
cation exchange	تبادل الكاتيون
isotopic exchange	تبادل النظير

fixation	تثبيت
nitrogen fixation	تثبيت النيتروجين
asymbiotic nitrogen fixation	تثبيت النيتروجين لا تكافليا (بفعل الكائنات الدقيقة)
stomatal movement	تحرك ثغرى (فتح وقف الثغور)
basipetal movement	تحرك قاعدى
glycolysis	تحلل جليكولى
electrolysis	تحلل كهربى
hydrolysis	تحلل مائى
ash analysis	تحليل الرماد
cold tolerance	تحمل البرودة
mechanical scarification	تخدش ميكانيكى (للبلور لإضعاف القشرة الصلبة)
scarification	تخدش (إصطلاح يطلق على أى طريقة تعيد إلى غطاء البذرة نفاذية للماء والأكسجين)
chemical scarification	تخدش كيميائى (لإزالة المواد الشمعية من قشرة البلور - لكسر سكونها)
specificity	تخصص
fermentation	تخمير
auxin gradient	تدرج الأوكسين
chemical potential gradient	تدرج منحدر الجهد الكيميائى
electrochemical potential gradient	تدرج منحدر الجهد الكهروكيميائى
mass flow of ions	تدفق كتلى للأيونات
tryptophan	تربتوفان (حمض أمينى)
soil	تربة
radial micellation	ترتيب ميسيل شعاعى
translation	ترجمة
precipitation	ترسيب
filtration	ترشيح
photomorphogenesis	تركيب (النبات) التشكل الضوئى
concentration	تركيز
hydrogen ion concentration	تركيز أيون الهيدروجين
substrate concentration	تركيز مادة التفاعل
(Lupinus	نرمس
albus)	نرمس أبيض
luteus)	نرمس أصفر
arboreus)	نرمس شبة شجرى
abscision	تساقط

fertilizer	سماد
imbibition	تشرب
morphogenesis	تَشَكُّل ظاهري (مورفولوجي)
self - replication	تضاعف ذاتي
grafting (vernalization experiments)	تطعيم (تجارب الأرتباع)
photoinductive cycle	تعاقب ضوئي دائري مُحِث
irradiate	تعريض للأشعة (تشعيع)
denaturation	تغير الطبيعة (يستعمل هذا الإصلاح عادة عند إفساد وتدمير طبيعة البروتينات)
apple	تفاح (نبات تابع للعائلة الوردية)
Bramley	براملي (صنف)
Delicious	ديليشيس (صنف)
McIntosh	مكلنتوش (صنف)
dark reactions	تفاعلات الظلام
enzyme reactions	تفاعلات انزيمية
endergonic reactions	تفاعلات مستهلكة للطاقة
exergonic reaction	تفاعل طارد للطاقة
Hill reaction	تفاعل هيل
dwarfism, genetic	تقزم (وراثي)
hardening (cold tolerance)	تُقسِيَة (تحمل النباتات للبرودة)
liming	تكليس (إضافة الجير)
nodulation	تكوين عقد (عقد جذرية على معظم البقوليات)
pollination	تلقيح
synthesis	تمثيل (بناء)
photosynthesis	تمثيل ضوئي
privet	تمر حنة (اسمه العلمي) (Ligustrum)
Haworth configuration	تناسق هاورث
stratification	تنضيد (كمر)
biological clock regulation	تنظيم الساعة الحيوية (البيولوجية)
respiration	تنفس
photorespiration	تنفس ضوئي
aerobic respiration	تنفس هوائي
anaerobic respiration	تنفس لا هوائي
aeration	تهوية
rosette	تورد - متورد (خروج الأوراق من سلاميات مُتَقَرِّمة)
assimilate stream	تيار نواتج التمثيل
grana thylakoids	ثيلا كويدات الجرانات

(ث)

Plank's constant

ثابت بلانك

sulphur dioxide

ثنائي أكسيد الكبريت

stomata

ثغور

hydathodes

ثغور مائية (يتم عن طريقها الإدماغ)

avocado pears

ثمار الزبدية (الاسم العلمي لهذا الجنس هو Persea)

parthenocarp

ثمار لا بذرية

dipeptides

ثنائي الببتيد

thymine

ثيمين (قاعدة نتروجينية)

(ج)

gravity

جاذبية

Gibberellins

جبريلينات

(Gibberella fujikuroi)

جبريلا فيجيكوري (فطر مسبب لمرض البكانا في الأرز)

gypsum

جبس (كبريتات الكالسيوم)

cell wall

جدار الخلية

primary wall

جدار أولى

tap root

جذر وتدي

roots

جذور

radicle

جذير (الجذر الجنيني للبادرة)

grana

جراتات (بديرات أو حبيبات تحت تركيبات بلاستيكية)

molecules

جزيئات

polar molecules

جزيئات قطبية

pyrenoid bodies

جسيمات (أجسام) البرونويد

golgi bodies

جسيمات (أجسام) جولجي

microbodies

جسيمات دقيقة

drought

جفاف

glubulins

جلوبيولين (نوع من البروتينات)

glutathione

جلوتاثيون

glycogen

جليكو جين

glyoxysomes

جليوكسيزومات

embryo

جنين

osmotic potential

جهد أزموزي

matric potential

جهد الحشوة

pressure potential	جهد الضغط
chemical potential	جهد كيميائي
water potential	جهد مائي
reagents	جواهر (كشافة)
guayule	جوايول (نبات يتبع العائلة المركبة)
gelatin	جيلاتين

(٥)

ground state	حالة الخمود
chromatophores	حاملات الصبغات (البلاستيدات)
tent chambers	حجرات خيمية (تستخدم في الحقل لقياس النتح)
substomatal chamber	حجرة تحت ثغرية
iron	حديد
heat of vaporization	حرارة التبخير
heat of fusion	حرارة الانصهار
specific heat	حرارة نوعية
scales	حشفيات
growth movements	حركات النمو
nastic movements	حركات تأثيرية
hyponasty	حركات تأثيرية سفلية
epinasty	حركة تأثيرية علوية
bidirectional movement (phloem translocation)	حركة ذات اتجاهين (الانتقال في اللحاء)
bryophytes	جزازيات
stomatal sensitivity	حساسية ثغرية
(Amaranthus retroflexus)	حشيشة الخنزير
(Lepidium virginicum)	حشيشة الفلفل (حب الرشاد)
(Poa pratensis)	حشيشة جازون
primary pit fields	حقول النقر الابتدائية
annual rings	حلقات سنوية
pectic acid	حمض البكتيك
boric acid	حمض البوريك
gibberellic acid	حمض الجبريليك
glycolic acid	حمض الجليكوليك
ribonucleic acid (RNA)	حمض الريبونوكليك
auxenolonic acid, auxin B)	حمض اكسينولينيك (أوكسين ب)

auxentriolic acid, auxin A
abscisic acid
ascorbic acid
(DNA) deoxyribonucleic acid
acidity
(Rumex)
buckwheat
annuals
vesicles

حمض اكسينتريوليک (أو كسين أ)
حمض الأبسيسيك
حمض الاسكوربيک (فيتامين ج)
حمض دى أو كسى ريونيوكليك (مختصر)
حموضة
حُميضى (جنس نبات يتبع العائلة البوليجونية)
حنطة (نبات لا يتبع القمح من العائلة البوليجونية)
حولى (نباتات يستمر نموها لعام واحد)
حويصلات

(ذ)

mustard
(Brassica juncea)
Brassicaceae
artichoke
castor bean
lettuce
arrowwood
albuminous cell
epidermal cells
pith cells
guard cells
ray cells
accessory cells
suberized cells
subsidiary cells
quiescence
(Datura stramonium)
dahlia
diimide
tobacco
millet
elm
tubers
lipids

خردل (نبات يتبع العائلة الصليبية)
خردل هندى
خردلية (عائلة نباتية عُرفت فى الماضى باسم العائلة الصليبية)
خرشوف
خروع
خس (نبات يتبع العائلة المركبة)
خشب السهم (نبات يتبع عائلة Capriliaceae)
خلية زلاية
خلايا البشرة
خلايا النخاع
خلايا حارسة
خلايا شعاعية
خلايا مساعدة
خلايا مسيرنة
خلايا مُعينة (مساعدة)
محمود
داتورة (نبات يتبع العائلة الباذنجانية)
داليا (نبات زينة يتبع العائلة المركبة)
داى إميد (ثنائى الأמיד)
دخان (جنس نباتى يتبع العائلة الباذنجانية)
دخن (نبات يتبع العائلة النجيلية)
دردار (نبات يتبع العائلة الدرارية)
درنات
دهون (لبيدات)

glyoxylate cycle	دورة الجليوكسيلات
circulation of salts	دورة الأملاح داخل النبات
citric acid cycle	دورة حمض الستريك
Krebs cycle	دورة كريس
dolomite	دولوميت (معدن حامل للمغنسيوم والكالسيوم)
horsetail	ذيل الحصان (إحدى المجموعات النباتية الجنينية الأولية)
dehydrogenases	ديهيدروجينيزات (انزيمات نازعات الهيدروجين)

(ذ)

wilt	ذبول
atoms	ذرات
maize	ذرة (نبات)
dwarf	قزمية
biennials	ذوات الحولين (نباتات تكمل دورة حياتها في حولين)
dicots	ذوات الفلقتين
monocots	ذوات الفلقة الواحدة
solubility	ذوبانية

(ر)

glycosidic linkage	رابطة جليكوسيدية
hydrogen bonding	رابطة هيدروجينية
kinetic order	رتبة الحركة
(Rudbeckia speciosa) Wenderoth	ردنيكيا (نبات يتبع العائلة المركبة)
humidity	رطوبة
relative humidity	رطوبة نسبية

رقم أفوجادرو (وهو عدد الكوانتات اللازم لإثارة مولاً واحداً من المادة)

Avogadro number	رقم دورة (الأنزيم)
turnover number	رمرام (جنس نباتي يتبع العائلة الرمرامية)
(Chenopodium)	رننكيل (الشقيق) (أحد أجناس العائلة الشقيقية)
(Ranunculus)	روبيديوم
rubidium	ريبوز (سكر)
ribose	ريبوزومات (من العضيات الخلوية المسعولة عن تمثيل البروتين)
ribosomes	ريبوفلافين
riboflavin	

ribonucleosides	ريبونوكليوسيدات
subirrigation	رى تحت التربة (تحت القاع)
plumule	ريشة (المجموع الخضري الجنيني في البادرات)
nitrate reductase	ريدكتيز النترات (إنزيم اختزال النترات)

(ز)

beech	زان (نبات يتبع العائلة الزانية) Fagaceae
zinc	زنك
zwitterion	زوتيرون (أى يظهر المركب كأيون ذو شحنتين - موجبة وسالبة)

(س)

spinach	سبانخ (نبات يتبع العائلة الرمرامية)
Mimosa	ست المستحبة (نبات يتبع العائلة البقولية)
field capacity	سعة حقلية
(Hyoscyamus niger)	سكران أسود (نبات يتبع العائلة الباذنجانية)
sugar	سكر
sucrose	سكروز (سكر القصب - سكر ثنائى غير مختزل)
monosaccharides	سكريات أحادية
disaccharides	سكريات ثنائية
tetrasaccharides	سكريات رباعية
reducing sugars	سكريات مختزلة
phosphorylated sugars	سكريات مفسفرة
succinyl coenzyme A	سكسينيل المرافق الانزيمى أ
dormancy	سكون
phytol chain (chlorophyll a)	سلسلة الفيتول (كلوروفيل أ)
(Salvia occidentalis)	سلفيا (نبات يتبع العائلة الشفوية - نبات نهار قصير)
superphosphate	سوبر فوسفات
suberin	سوبرين
(Sorghum)	سورجم (جنس الذرة الرفيعة الذى يتبع العائلة النجيلية)
epicotyl	سويقة جنينية عليا (فى البادرات)
hypocotyl	سويقة جنينية سفلى (فى البادرات)
internodes	سلاميات
apical dominance	سيادة قمية (تأثير البرعم الطرفى على إغمية البرام الجانبية)
(Cyanidium caldarium)	سيانيدوم (طحلب)

cytoplasm	سينوبلازم
cytochromes	سيتوكرومات
cytokinins	سيتوكينينات (هرمونات نباتية)
(sedum	سيذم (جنس نباتي من عائلة Crassalaceae)
serine	سيرين (حمض أميني)
cisternae	سيسترنا (أغشية تحت خلوية)
cycads	سيكادس (خف الجمل)
ccc. β -chloroethyltrimethyl ammonium chloride	سيكوسيل (مثبط للنمو) (مختصر cycocel) إسمه الكيميائي
cilia	سيليا (من الكائنات الدقيقة الهدبية)
silica gel	سيليكاجل
silicon	سيليكون
(Silene armeria)	سيلين أرميريا (نبات يتبع العائلة القرنفلية - نبات نهار طويل)

(ش)

شب الليل (وقد يعرف باسم نبات الساعة الرابعة) (نبات يتبع عائلة Nactaginaceae)

mirabilis	شبكة إندوبلازمية
endoplasmic reticulum (ER)	شبكة اندوبلازمية خشنة
rough endoplasmic reticulum	شبكة إندوبلازمية ناعمة
smooth endoplasmic reticulum	شحنة كهربية (الغرويات)
electric charge (colloids)	شريط كاسبري (في تشريح الجذر)
casparian strip	شعيرات جذرية
root hairs	شعير (نبات يتبع العائلة النجيلية وهو من حاصلات الحبوب الهامة)
barley	شفرات
codons	شقوق حرة
free radicals	شوفان (جنس يتبع العائلة النجيلية)
(Avena)	شيخوخة
senescence	شيكوريا (نبات يتبع العائلة المركبة
chicory	شيلم (نبات يتبع العائلة النجيلية)
(Secale cereale)	

(ص)

pigments	صبغات
accessory pigments	صبغة مساعدة
grana lamellae	صفائح الجرانات

stroma lamellae	صفائح الاستروما (تركيب تحت بلاستيدي)
sieve plates	صفائح غربالية
salix	صفصاف (جنس نباتي يتبع العائلة الصفصافية)
middle lamella	صفيحة وسطية (الغشاء الوسطى المكون من مواد بكتينية و كيتونات)
arabic gum	صمغ عربي (غري)
pinus (short leaf pine)	صنوبر (قصير الورق)
sodium	صوديوم
intermediate Form	صور وسطية

(ض)

osmotic pressure	ضغط أزموزي
imbibition pressure	ضغط التثرب
hydrostatic pressure	ضغط هيدروستاتيكي (قوى اتزان الماء)
turgor pressure	ضغط الامتلاء
diffusion pressure	ضغط الانتشار
root pressure	ضغط جذري
standard atmospheric pressure	ضغط جوي قياسي
red light	ضوء أحمر

(ط)

energy	طاقة
vibrational energy	طاقة التذبذب
energy of activation	طاقة التنشيط
electronic energy	طاقة الكترونية
metabolic energy	طاقة أيضية
Gibbs Free energy (G)	طاقة حرة (لجبس)
rotational energy	طاقة دائرية محورية (طاقة تردد)
chemical energy	طاقة كيميائية
translational Kinetic energy	طاقة كينيتيكية انتقالية
nuclear energy	طاقة نووية
electrical double layer	طبقة كهربية مزدوجة (الغرويات)
blue- green algae	طحالب خضراء مزرققة
coenocytic algae	طحالب متعددة الأنوية
(Jerusalem artichoke)	طرطوفة (نبات من العائلة المركبة)
chardakov's method in water potential measurement	

chardakov's method in water potential measurement

طريقة شارداكوف لقياس الجهد المائي

gravimetric method in water potential measurement

طريقة مثقالية لقياس الجهد المائي

parasites

طفيليات

(Lycopersicum), tomato

طماطم (جنس نباتي يتبع العائلة الباذنجانية) "بندورة"

ground phase

طور أساس (أرضي)

continuous phase (colloids)

طور مستمر (الغرويات)

dispersed phase

طور منتشر

telophase

طور نهائي (للانقسام الغير مباشر) (الميتوزي)

absorption spectra

طيف ممتص (طيف الضوء الممتص بواسطة الصبغات النباتية)

(ظ)

plasmolytic phenomenon

ظاهرة بلزمة

(ع)

(Crassulaceae)

عائلة النباتات المشحمة العصارية

Cruciferae (Brassicaceae)

عائلة (النباتات) الصليبية (الخردلية حالياً)

agent Orange

عامل البرتقال (خليط من المبيدات العشبية)

emulsifying agent

عامل مستحلب

sunflower

عباد الشمس (نبات يتبع العائلة المركبة)

duckweed (Lemna)

عدس الماء

polysaccharides

عديدات البهتيدات

poysaccharides

عديدات السكر

succulents

عصارية (يطلق على النباتات)

cell sap

عصير خلوي (محتويات الفجوة العصارية)

nuclear sap

عصير نووي

(Aspergillus niger)

عفن أسود (فطر يصيب كثير من المحاصيل الزراعية)

nodules

عقد

deplasmolysis

عكس البلزمة

denitrification

عكس النترية (تحول النترات إلى غاز النتروجين)

(Convolvulus)

عليق (نبات)

active exchange processis in guard cells

عمليات التحول النشط في الخلايا الحارسة

essential elements

عناصر أساسية

sieve tube elements

عناصر الأنبوب الغربالي

trace elements

عناصر نادرة

grapes

عنب (نبات)

petiole

عنق

cofactors

عوامل مرافقة

inorganic cofactors

عوامل مساعدة غير عضوية

(غ)

gases

غازات

colloids

غرويات

hydrophobic colloids

غرويات كارهة للماء

hydrophilic colloids

غرويات محبة للماء

plagiogeotropic

غريب في انتحائه الأرضي

grana membrane

غشاء الجرانات

plasmalemma

غشاء بلازمي

tonoplast

غشاء بلازمي داخلي (الغشاء الفجوى)

semipermeable membrane

غشاء شبه منفذ

pit membrane

غشاء نقري

seed coat

غطاء البذرة

coleorhiza

غمد الجذير

coleoptile

غمد الريشة

atmosphere

غلاف جوى (مخلوط الغازات حول الأرض)

nuclear envelope

غلاف نووى (المحيط بنواة الخلية)

(ف)

bean

فاصوليا

(Phaseolus)

فاصوليا (جنس نباتى يتبع العائلة البقولية)

stomatal pores

فتحة ثغرية

dark period

فترة إظلام

climateric

فترة انضاج حرجة

(Raphanus sativus) radish

فجل (نبات يتبع العائلة الصليبية)

inner spaces

فراغات داخلية

intercisternal space

فراغ حويصلى داخلى

phosphorylation

فسفرة

oxidative phosphorylation

فسفرة تأكسيد

photosynthetic phosphorylation

فسفرة تمثيل ضوئية

photophosphorylation

فسفرة ضوئية

phosphorus

فسفور

فسفون (الاسم التجارى لمركب صناعى مثبط للنمو)

phosfon D. tributyl 1-2,4 dichlorobenzylphosphonium chloride

electrophoresis	فصل كهري (هجرة كهربية)
Fungi	فطريات
catalytic action	فعل حفزى (فعل الإنزيمات)
spectrum action	فعل طيفى
carrier concept	فكرة الحامل
florigen	فلوريجين (هرمون نباتى - عامل التزهير)
photons	فوتونات (وحدة الطاقة الضوئية)
effervescence	فوران
phosphate	فوسفات
pyridoxal phosphate	فوسفات البيروكسال
pyridoxamine phosphate	فوسفات البيروكس أمين
sucrose phosphate	فوسفات السكروز
triose phosphates	فوسفات السكريات الثلاثية
calcium phosphate	فوسفات الكالسيوم
calcium hydrogen phosphate	فوسفات الكالسيوم الهيدروجينية
inorganic phosphate	فوسفات غير عضوى
peroxides	فوق أكاسيد
hydrogen peroxide	فوق أكسيد الهيدروجين
soybean	فول الصويا
metallo flavoproteins	فلافو بروتين معدنى (يتكون منه إنزيم اختزال النترات)
phytochrome	فيتوكروم (الصبغ النباتى المسئول عن الاستحثاث لفترة التأقت الضوئى)
viruses	فيروسات
tobacco ring spot virus	فيروس البقع الحلقية فى الدخان
tobacco mosaic virus	فيروس تبرقش الدخان
phycoerythrins	فيكو إرثرين (صبغة من صبغات الطحالب الحمراء)
phycobilins	فيكو بيلينات
phycobilisomes	فيكو بيليزومات
phycocyanins	فيكو سيانينات (صبغة طحلبية)
(Fusarium moniliforme)	فيوزاريوم (فطر المرحلة اللاجنسية)
phenoxycetic acid chlorinated	فينوكسى حمض الخليك الكلورينية

(ق)

Planck's Law	قانون بلانك
Graham's Law of diffusion	قانون جراهام للإنتشار
Henry's Law	قانون هنرى (فى الإنتشار)
squash	قرع الكوسة
pumpkin	قرع عسلى (يقطين)
(Dianthus)	قرنفل (جنس نباتى يتبع العائلة القرنفلية)
cortex	قشرة
sugarcane	قصب السكر
tracheids	قصبيات (أوعية الخشب)
entrainment	فُطُر
cotton	قطن
shoot tip	قمة المجموع الخضرى (الأغصان)
glumes	قنبعات (إحدى التركيبات المورفولوجية لأزهار العائلة النجيلية)
pressure bomb for water potential measurement	قنبلة الضغط لقياس الجهد المائى

(ك)

prokaryotes	كائنات أولية ليس لها أنوية محددة (مثل البكتريا والطحالب)
microorganisms	كائنات حية دقيقة
rust organisms	كائنات دقيقة مسببة للاصداء
multicellular organisms	كائنات عديدة الخلايا
cation	كاتيون (الأيون الموجب)
carotene	كاروتين (صبغة بلاستيديه مساعدة فى عملية التمثيل الضوئى)
carotenoids	كاروتينات
casein	كازين (بروتين اللبن)
calcite	كالسيت (معدن حامل للكالسيوم)
calcium	كالسيوم (من العناصر المعدنية الأساسية للنبات)
camellia	كاميليا (نبات يتبع عائلة Theaceae)
sulfur	كبريت
Flax	كتان (نبات)
density of diffusing molecules	كثافة الجزيئات المنتشرة
optical density	كثافة ضوئية
carbphydrates	كربوهيدرات

celery	كرفس (نبات من العائلة الخيامية)
cabbage	كرنب (نبات من العائلة الصليبية)
brussels sprouts	كرنب كرنب بروكسل (نبات من العائلة الصليبية)
chromatography	كروماتوجرافى (إحدى طرق الفصل للمواد العضوية)
chromatin	كروماتين
chromosomes	كروموزومات
nucleolar chromosomes	كروموزومات نووية
Cherry	كريز (جنس يتبع العائلة الوردية)
cristae	كريستا (الأفرع البارزة)
Cryoscopy	كريسكوبية (طريقة الإختبار البارد لتقدير الجهد الأزموزى)
(Agapanthus umbellatas)	كرينم (نبات زينة نصف مائى يتبع العائلة النرجسية)
chalcopyrite	كلسوبيريت (صخور أولية تحتوى على نحاس وكبريت وحديد)
chloramphenicol	كلورمفينيكول (من المضادات الحيوية)
chlorenchyma	كلورنشيمية (الخلايا البرنشيمية المحتوية على بلاستيدات خضراء)
chlorophyll	كلورفيل (اليخضور)
cobalt chloride	كلوريد الكوبلت
chlorine	كلورين
chlorella	كلوريلا (طحلب وحيد الخلية)
quantosomes	كوانتوزومات
cobalt	كوبلت (عنصر يلعب دوراً فى تثبيت النتروجين الجزيئى)
(corynebacterium fascians)	كورنكبكتريوم
(Coleus)	كوليوس (جنس نباتى يتبع العائلة الشفوية)
(Coumarin)	كومارين
(Chlamydomonas)	كلاميديمونس (طحلب)
ketones	كيثونات
cutin	كيوتين (أديم)
kinetin	كينتين (من الهرمونات النباتية)

(ل)

lignin	لجنين (من مركبات الجدار الخلوى)
phloem	لحاء
(Fraxinus)	لسان العصفور (نبات)
microfibrils	لويفات دقيقة
lysimeter	ليزيميتير (ميزان يستخدم لقياس (البخزنتح) فى الحقل)
limonite	ليمونيت (معدن حامل للحديد)

(Lunaria biennis)
nonelectrolytes

ليوناريا (نبات يتبع العائلة الصليبية)
لا إلكتروليتات (مواد غير متأينة)

(٩)

water
pauli exclusion principle
herbicides
Coenocytic
inhibitors
methionine
Japanese morning glory
prosthetic groups
reducing groups
hypertonic solution
isotonic solution
normal solution
hypotonic solution
Conifers
Z-scheme
universal solvent
coenzyme A
coenzyme Q
apical meristem
bakanae disease
poly hydroxy compounds
dipolar substances
amphoteric compounds
chelating agent
drip culture
slop culture
hydroponic culture
solution culture
emulsions
glycolytic pathway
glycolate pathway

ماء
مبدأ الطرد لباولي
مبيدات العشبيات (مبيدات الحشائش)
معددة الأنوية
مثبطات
مثيونين (حمض أميني يحتوي على الكبريت)
مجد الصباح الياباني (نبات يتبع العائلة العلاقية)
مجموعات فعالة (بروتينات وإنزيمات)
مجموعات مختزلة
محلول زائد التركيز
محلول سوى الأرموزية
محلول عياري
محلول ناقص التركيز
مخروطيات (من معرات البذور)
مخطط Z
مذيب عام
مرافق إنزيمي أ
مرافق إنزيمي ك
مرستم طرفي
مرض الباكانا (البادرات الشاردة في الأرز)
مركبات بولي هيدروكسي
مركبات ذات قطبين
مركبات مترددة (الأمفوتيرية)
مركب مخلبي
مزارع التنقيط
مزارع مائلة (منحدرية)
مزارع مائية
مزرعة محاليل
مستحلب (من المحاليل)
مسكوفيت (معدن حامل للبتواسيوم مسلك التحلل الجليكولي
مسلك الجليكوليت

Embsden-Myerhof-Parnas pathway	مسلك إمبدن - مايرهوف - بارس في التحلل الجليكولى
Hatch-Slack pathway	مسلك هاتش - سليك
Calvin-Benson pathway	مسلك كالفن - بتسون (في تثبيت ثاني أكسيد الكربون في التمثيل الضوئي)
antigibberellins	مضادات الجبريلينات
antioxidants	مضادات الأكسدة
antiauxins	مضادات الأوكسينات
pumps	مضخات
ion pump	مضخة الأيون
Nernst equation	معادلة نيرنست
temperature coefficient Q_{10}	معامل الحرارة Q_{10}
Q_{10} ratio rate	معدل النضج (الإرتشاح)
Gymnosperms	معرات البذور
carrier-ion complex	معقد الحامل - الأيون
enzyme- substrate complex	معقد الإنزيم - مادة التفاعل
growth retardants	معوقات النمو
Angiosperms	مغطاة البذور (أي النباتات الزهرية)
photochemical equivalence	مكافئ كيميؤ ضوئي
salt (s)	ملح (أملاح)
promoters, germination	منشطات (مشجعات الانبات)
buffers	منظمات
growth regulators	منظمات النمو
flowering regulators	منظمات التزهير
osmoregulators	منظمات الأزموزية
plant regulators	منظمات نباتية
pectic substances	مواد بكتينية
citrus	موالح
electromagnetic waves	موجات كهرومغناطيسية (الموجات الضوئية)
fluid mosaic model	موديل مرقش سائل
banana	موز
molybdenum	مولبدنيوم (عنصر أسامى في تغذية النبات)
mitochondria	ميتوكوندريا (من عضيات الخلية التى تختص بالأكسدة الحيوية)
micelles	ميسيليات (رقائق أو صفائح)
microsome	ميكروزوم

(ن)

enzyme reaction product	نواتج تفاعلات الإنزيم
halophytes	نباتات البيئة الملحية (تحمل الملوحة)
shade plants	نباتات الظل
long day plants	نباتات النهار الطويل
short day plants	نباتات النهار القصير
cold-requiring plants	نباتات محتاجة للبرودة
C ₃ plants	نباتات ثلاثية الكربون ك٣
chilling sensitive plants	نباتات حساسة للبرودة
C ₄ plants	نباتات رباعية الكربون ك٤
day-neutral plants	نباتات محايدة لطول النهار
sun plants	نباتات مشمسة
chilling-tolerance plants	نباتات مقاومة للبرودة
mesophytes	نباتات وسطية الرطوبة (تعيش في البيئة نصف الرطبة)
cuticular transpiration	نتح أدنى
lenticular transpiration	نتح عديسي (فقد الماء عن طريق العدسات)
potassium nitrate	نترات البوتاسيوم
nitrification	نترته (تحول الأمونيا إلى نترات)
grasses	محجيليات
Gramineae	محجيلية (عائلة نباتية)
copper	نحاس
necrosis	نخر (وجود بقع نتيجة نقص بعض العناصر)
defoliation	نزع الأوراق
decarboxylation	نزع مجموعة الكربوكسيل
root-shoot ratio	نسبة الجذور إلى المجموع الخضري
permanent wilting percentage	نسبة الذبول الدائم
cambial tissue	نسيج الكامبيوم
mesophyll	نسيج وسطي (في تشريح الورقة)
starch	نشا
ripeness	نضج
phyllotaxy	نظام ترتيب الأوراق (الترتيب الورقي)
photosystem I	نظام ضوئي ١
photosystem II	نظام ضوئي ٢
lyophobic system	نظام كاره لوسط الانتثار

lyophilic system	نظام محب لوسط الانتشار
electron transport system (ETS)	نظام نقل الإلكترون
contact exchange theory	نظرية التبادل بالملامسة
corpuscular theory	نظرية الجسيمات أو الرقائق
Cohesion- tension theory	نظرية الشد المتناسك
Carbonic acid exchange theory in salt	نظرية تبادل حمض الكربونيك في امتصاص الأملاح
	نظرية كولودنى - ونت (إحدى النظريات التي تفسر تأثير الأوكسين على الانتحاءات
Cholodny-went theory	
permeability	نفاذية
pit pairs	نقر زوجية
isoelectric point	نقطة التعادل الكهربى (فى البروتينات والأحماض الأمينية)
carbon dioxide compensation point	نقطة التعويض لثنائى أكسيد الكربون
boiling point	نقطة الغليان (للسوائل)
transamination	نقل مجموعة الأمين
acid growth	نمو حامضى
ageotropic growth	نمو غير مستجيب للانتحاء الأرضى
assimilates	نواتج التمثيل
nucleolus	نوية (داخل نواة الخلية)
Nitrobacter	نيتروباكتري (بكتريا تؤكسد الأمونيا)
(Nitella clavata)	نيتيلا (طحلب من طحالب المياه العذبة)
nicotinamide- adenine dinucleotide (NAD)	نيكوتيناميد أدنين ثنائى النيوكليويد
	نيكوتيناميد أدنين ثنائى النيوكليويد فوسفات (NADP)
nicotinamide adenine dinucleotide phosphate	
(Neurospora)	نيوروسبرا (فطر يسبب العفن)
pyridine nucleotides	نيوكلينيدات البيرين
nucleotides	نيوكلينيدات
pyrimidine nucleotide	نيوكلينويد البيريميدين

(هـ)

hormones	هرمونات
flowering hormones	هرمونات تزهر
phytohormones	هرمونات نباتية
growth hormones	هرمونات نمو
flagella	هدبيات
histidine	هستدين (حمض أمينى قاعدى)
hexoses	هكسوزات (سكريات سداسية الكربون)

herbicide	هورن بلند (معدن محتوى على الزنك)
nitrate (HNO ₃)	هيو نيتريت
hydrazine	هيدرازين (H ₂ N-NH ₂)
hydrogen	هيدروجين
hydroxylamine	هيدروكسيلامين (NH ₂ OH)
hemicellulose	هيموجلوسين
cellulose	هيميسيلولوز (من الكربوهيدرات المكونة للجدر الخلوية)
photosynthetic unit	وحدة ضوء تمثيلية
photosynthesis	ورقة نباتية (أوراق)
	(ك)
uracil	يوراسيل (قاعدة نروجينية)
uridine diphosphate (UDP)	يوريدين ثنائى الفوسفات
uridine diphosphate glucose	يوريدين ثنائى الفوسفات جلوكوز

مدى الكتب المكون الص 8
MODERN CONNECTOR PASS